annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1974

Vol. 6 . N° 1

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON
CHAIRE D'AGRICULTURE
CENTRE DE DOCUMENTATION

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Zool.-Ecol. anim. AZEAAR 6 (1) 1-132 (1974)

AZEA6.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J.-M. SOUPAULT
Directeur général adjoint : J. POLY
Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.
— J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A.
— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— A. CAUDERON, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Phytopathologie.

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale, C. N. R. A.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés, C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

— G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).
— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
— R. VIBERT, Chef du Département d'Hydrobiologie, 64200 Biarritz.

Annales d'Économie et de Sociologie rurales.

— M. MAZOYER, Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1974

Vol. 6 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 1-10.

ÉTUDE COMPARÉE DES CARACTÈRES BIOLOGIQUES RESPECTIFS DE QUELQUES ESPÈCES DE *NOCTUIDAE* PLURIVOLTINES MIGRANTES ET SÉDENTAIRES

I. — Exposé des hypothèses de travail. Orientation des recherches entreprises

R. CAYROL, S. POITOUT et P. ANGLADE*

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

* *Station de Zoologie,*
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

Il existe parmi les espèces plurivoltines de Lépidoptères *Noctuidae* un groupe particulier, en ce sens que les observations écologiques s'y rapportant ne peuvent se prêter à une synthèse cohérente que si l'on admet pour les adultes la possibilité d'accomplir régulièrement des migrations importantes.

Si de telles migrations interviennent, il doit exister, corollairement, entre les espèces migrantes et les espèces sédentaires, une série de différences caractéristiques aux plans de l'Écologie, de l'Écophysiologie, de la Génétique écologique, tant au niveau des individus qu'au niveau des populations. L'étude des mouvements migratoires implique en conséquence le recours à une méthode de travail basée essentiellement sur la recherche et la mise en évidence de ces différences.

Les résultats obtenus actuellement permettent d'apporter un début de contribution à l'étude des phénomènes migratoires chez les *Noctuidae* et de leurs conséquences sur la répartition des espèces dans l'espace en fonction du temps.

INTRODUCTION

L'étude d'ensemble de la biologie des Noctuelles susceptibles d'attaquer les cultures (Cayrol, 1972) montre qu'il existe un groupe d'espèces plurivoltines, parmi les plus nuisibles, présentant sur le plan écologique de curieuses particularités. En effet, d'une part ces espèces paraissent avoir dans une région donnée des générations

dont le développement est bien délimité dans le temps, d'autre part, après prise en compte de l'action des facteurs du milieu et notamment de la température sur les différents stades de l'insecte, il est impossible d'établir une filiation entre ces générations.

Les multiples éléments épars dans les divers comptes rendus d'observations ou de recherches, concernant soit l'écologie de la population, soit celle de l'individu, ne peuvent s'ordonner de façon harmonieuse qu'à une condition : considérer comme possible une filiation entre insectes se développant dans des régions ou même dans des zones climatiques différentes. Il faut donc envisager tout d'abord l'existence d'importants transferts de population et ensuite, compte tenu de la régularité des phénomènes, un agencement de ces transferts suivant un cycle annuel cohérent. Il est en effet impossible d'établir le cycle évolutif de certaines espèces de *Noctuidae*, en quelque lieu que ce soit, si l'on néglige le fait que les adultes sont susceptibles d'émigrer (CAYROL, 1965).

Ainsi, la notion nouvelle d'un cycle évolutif unique déroulant chaque année ses diverses étapes dans des « sous-aires » de répartition géographique de plusieurs millions de kilomètres carrés, est substituée à la notion classique de la pluralité des cycles évolutifs régionaux.

Les espèces concernées sont les suivantes :

Scotia ipsilon HFN.	*Noctuinae*
Peridroma saucia HB.	—
Mythimna unipuncta HAW.	*Hadeninae*
Spodoptera exigua HB.	*Amphipyrinae*
Spodoptera littoralis BOISD.	—
Phlogophora meticulosa L.	—
Helicoverpa armigera HB.	*Melicleptriinae*
Chloridea peltigera SCHIFF.	—
Autographa gamma L.	*Plusiinae*

Une seule de ces neuf espèces (*H. armigera*) étant susceptible de présenter un état de diapause bien évident, nous avons été conduits à la conclusion suivante (CAYROL, 1965) :

Il semble que la migration soit à ces espèces ce que l'état de diapause ou de quiescence relative est aux *Noctuidae* pouvant être considérées comme sédentaires, à savoir :

— le phénomène qui régularise leur cycle évolutif annuel en tout lieu de leur aire de répartition,

— le phénomène qui dans les zones limites de l'aire considérée leur permet de se soustraire à l'action intense ou prolongée de certaines conditions de milieu excessives : les espèces sédentaires auraient la possibilité de s'y soustraire dans le temps, les espèces migrantes dans l'espace.

I. — HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

La première des conclusions formulées ci-dessus a de très nombreuses implications. Nous ne mentionnerons que les principales.

Si les papillons émigrent, ils doivent se déplacer soit en utilisant les courants

aériens (migration relativement passive), soit par leurs propres moyens (migration active). Dans le premier cas, une relation de cause à effet existe nécessairement entre la direction du vent à certaines époques et l'arrivée (ou le départ) d'une population imaginale dans une région ou dans un pays donné. FRENCH (1964, 1969) a d'ailleurs montré clairement que ce phénomène détermine la présence sporadique en Grande-Bretagne d'un certain nombre d'espèces, notamment des Noctuelles *S. exigua* et *Mamestra dysodea* Schiff. Dans le second cas, cette relation de cause à effet ne doit être vérifiée que de façon très épisodique. Comme par ailleurs les mouvements migratoires sont en principe de longue durée, les phénomènes écologiques concernant une migration active doivent être, d'une façon générale, relativement continus et ceux qui concernent une migration passive (dans nos régions tout au moins), discontinus et aussi capricieux que le sont les sautes de vent sous nos climats.

Les papillons migrateurs doivent se déplacer en nappes plus ou moins importantes et en vols plus ou moins denses, à une distance du sol éventuellement variable, côtoyer en plaines des noctuelles sédentaires bien connues de nous, les quitter éventuellement pour franchir des massifs montagneux ou des bras de mer et à ces occasions confluer, assez régulièrement si la migration est active, en divers cols et en certains points de nos côtes (1).

Les adultes vieillissent au fur et à mesure de leur progression et contrairement aux sédentaires, doivent avoir ainsi la possibilité tantôt d'apparaître dans une région alors qu'ils sont âgés ou très âgés, tantôt d'en disparaître alors qu'ils sont très jeunes. En outre, il doit être possible de démontrer qu'entre leur disparition et leur apparition dans certaines régions, il s'écoule un laps de temps différent de celui requis pour le développement d'une génération.

Il se trouve que la plupart des espèces particulièrement nuisibles effectuent des migrations importantes. Il serait étonnant dans ces conditions que les potentialités des espèces migrantes ne soient pas supérieures en certains domaines à celles des espèces sédentaires soit au niveau de la population, soit au niveau de l'individu, soit sur les deux plans considérés.

Par ailleurs, il ne devrait exister aucune commune mesure entre le brassage auquel ces populations migrantes sont soumises et celui que subissent les populations sédentaires. En conséquence, la variabilité des écotypes chez les *Noctuidae* polyvoltines qui occupent des aires géographiques relativement vastes, devrait être en première approximation tout au moins, beaucoup plus faible parmi les espèces migrantes que chez les espèces sédentaires.

II. — ORIENTATION DES RECHERCHES. APERÇU DE QUELQUES RÉSULTATS

Les hypothèses formulées se répartissent donc en trois groupes. Le premier, relatif aux mouvements des adultes, conduit à une étude générale des populations imaginales au plan de l'écologie.

(1) WILLIAMS C. B. et ses collaborateurs (FRENCH R. A., JOHNSON C. G.) ont souligné l'abondance des insectes migrateurs le long des côtes sud et sud-est de l'Angleterre au printemps et surtout en automne.

Le second groupe concerne les potentialités des espèces et détermine deux séries de recherches, les unes relativement théoriques au niveau de la population, les autres expérimentales au niveau de l'individu.

Du troisième groupe d'hypothèses découle un certain nombre de travaux sur la génétique des populations et plus particulièrement sur la caractérisation des écotypes à l'aide de critères appropriés.

En résumé, notre but est de mettre en évidence les différences fondamentales qui doivent exister entre le groupe des espèces sédentaires et celui des espèces migrantes dans le domaine de l'écologie, de l'écophysiologie et de la génétique.

1. — *Études écologiques*

Ces études comportent des séries d'observations poursuivies sur le terrain et au laboratoire.

a) *Piégeages.*

Un certain nombre de pièges lumineux fonctionnant depuis plusieurs années dans le sud-ouest et dans le sud-est de la France permettent de suivre les fluctuations des populations imaginales dans ces régions. Dans le sud-ouest, les pièges sont établis aussi bien en plaine (région de Bordeaux, Landes, Pays basque) qu'en montagne (col d'Osquich, plateau de Lhers, haute vallée du gave de Pau). Dans le sud-est, la réalisation d'un dispositif comparable n'a pas été possible jusqu'à présent. Les pièges sont presque tous répartis dans la basse vallée de la Durance et dans le delta du Rhône. Il semble à l'examen des données obtenues en comparant les résultats de diverses combinaisons « espèce-région-montagne-plaine » qu'il soit possible de mettre en évidence des séries d'analogies ou de différences permettant de caractériser respectivement le groupe des espèces migrantes et celui des espèces sédentaires.

Nous nous efforçons actuellement d'étendre notre réseau de pièges à la France entière.

b) *Études faites en montagne.*

Ces études ont lieu dans les Pyrénées et dans les Alpes. Les piégeages effectués à ces occasions, les observations directes, les expériences de lâcher et de capture de papillons marqués, permettent d'une part de préciser les caractéristiques des mouvements migratoires qui, effectivement, convergent à différentes époques de l'année dans les cols des hauts massifs montagneux (espèces participant à ces mouvements, importance des populations, orientation et vitesse de vol des individus), d'autre part d'étudier l'action des facteurs de l'environnement sur le comportement des imagos. Les résultats seront publiés ultérieurement.

c) *Récoltes de chenilles.*

Effectuées dans le sud-est de la France, les récoltes de chenilles montrent que la Provence, étant donné sans doute son climat ensoleillé et sa situation géographique méridionale, est une contrée où de nombreuses espèces migrantes pondent abondamment à la fin de l'été et au début de l'automne. Cela ne signifie pas pour autant que toutes ces espèces hivernent en grand nombre dans la région. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce sujet.

d) *Élevages sous abri.*

Effectués soit dans la région parisienne soit dans celle d'Avignon, ces élevages permettent des comparaisons instructives entre les populations naturelles et celles maintenues à poste fixe. Chez les espèces sédentaires, l'apparition des adultes libres (données du piégeage, observations directes) et celle des imagos d'élevage sont relativement synchrones au printemps ; chez les espèces migrantes ce n'est pas toujours le cas. Ainsi, dans la région parisienne, la population hivernante de *A. gamma* atteint le stade adulte au début du mois de mai, aussi bien dans les élevages maintenus sous abri qu'en plein air ; toutefois, les papillons sauvages sont relativement rares à cette époque. Trois semaines plus tard, environ, alors que les descendants de ces insectes sont au stade larvaire, la population imaginale devient soudain très commune. Considérer dans ces conditions que cette population n'est pas composée presque exclusivement de papillons migrateurs, c'est vouloir nier l'évidence.

Les noctuelles *gamma* qui, suivant FISHER (1938), arrivent en avant-garde dans les îles Britanniques, trois ou quatre semaines avant les premiers grands vols de papillons migrateurs, sont peut-être pour la plupart des insectes qui ont hiverné en France.

e) *Détermination de l'état physiologique des insectes capturés.*

Une estimation même approximative de l'âge des insectes capturés constitue un excellent critère. Sachant par exemple que, de la fin du mois d'août à la fin du mois d'octobre, près de 100 p. 100 des femelles de *A. gamma* sont immatures dans les Pays scandinaves et en Grande-Bretagne, sachant qu'il en est de même pour 95 p. 100 d'entre elles environ lors de leur passage dans la région parisienne, il est facile d'imaginer l'ampleur que revêt en automne le transfert de population consécutif au mouvement migratoire.

Au cours des six années qui viennent de s'écouler, des milliers de femelles de diverses espèces, migrantes ou sédentaires, capturées dans la région d'Avignon ont été mises en élevage au laboratoire et disséquées après leur mort. Les résultats sont très positifs : non seulement ils confirment et complètent ce que les récoltes de larves nous ont appris, mais encore, ils s'avèrent très utiles en tant que données d'appoint ou de référence pour l'interprétation de certaines courbes de captures.

Depuis deux ans, nous avons généralisé cette méthode, procédé à l'échantillonnage des récoltes faites dans les différents pièges et disséqué les insectes. Peut-être nous sera-t-il possible ainsi de mettre en évidence les gradients qui doivent vraisemblablement caractériser l'âge des papillons migrateurs lors de leur arrivée, de leur départ ou de leur passage dans notre pays.

2. — *Études écophysiologiques*

La deuxième conclusion formulée au début de notre exposé souligne l'équivalence fondamentale, sur le plan écologique, entre les phénomènes de diapause et de migration mais elle tend à suggérer l'existence d'une loi du « tout ou rien » (un insecte serait soit migrant soit diapausant sédentaire) qui d'emblée admet une exception, celle de la noctuelle *H. armigera*. En effet, cette espèce, connue comme migrante, hiverne en état de diapause au stade chrysalide dans tout le Bassin méditerranéen.

Telle quelle, la conclusion énoncée ne saurait s'identifier à l'hypothèse de travail qui nous est nécessaire dans le domaine de l'écophysiologie. Pour être en mesure de formuler une telle hypothèse il faut, au préalable, rechercher les données permettant d'esquisser un contexte où le cas de *H. armigera* soit normal et non plus exceptionnel.

Cette recherche conduit à prendre en considération les caractères apparemment particuliers du développement de certaines espèces et notamment ceux de la noctuelle migrante notoire *A. gamma*. Il est possible de montrer que celle-ci dispose au stade larvaire, d'un développement d'hivernation authentique, comparable sur le plan physiologique à un développement de diapause mais très différent de celui-ci quant à ses manifestations puisque les chenilles peuvent s'alimenter, grandir et muer.

Le cas de *H. armigera* n'étant pas unique, on ne doit plus parler à son sujet d'exception, mais de particularité. Or, un cas « exceptionnel » qui tend à devenir « particulier » au fur et à mesure que nos connaissances progressent est en passe de s'avérer « normal » dans un avenir proche. Nous sommes donc conduits à envisager l'existence chez les *Noctuidae* polyvoltines ayant une aire de répartition relativement vaste, non plus de deux groupes d'espèces, mais de trois :

— le groupe des espèces typiquement migrantes (sans diapause) ;

— le groupe des espèces typiquement sédentaires (diapausantes) ;

— les groupe des espèces présentant à la fois une tendance migratoire plus ou moins accentuée et des caractères écophysiologiques assimilables ou identifiables à une diapause.

Les travaux poursuivis impliquent essentiellement l'étude de l'influence des interactions des facteurs température-photopériode sur le cours du développement larvaire ou nymphal. Ils sont complétés par des recherches concernant plus particulièrement l'influence de l'alimentation (1).

Les résultats obtenus seront exposés et discutés ultérieurement. Notons que certains d'entre eux sont utilisables tels quels, comme critères dans un domaine où s'imbriquent étroitement, comme nous allons le voir, les données de l'écophysiologie et celles de la génétique.

3. — *Études de génétique des populations*

Il est admis que la structure génétique des populations allopatriques varie dans l'espace et que ses chances de variation sont d'autant plus grandes que les possibilités d'échange de gènes entre les populations sont plus faibles. S'il en est ainsi, la présence de telles variations doit impliquer l'existence dans l'espace de différences que nous devons pouvoir mettre en évidence chez beaucoup de noctuelles polyvoltines sédentaires. De nombreux auteurs ont d'ailleurs démontré l'existence de ce phénomène chez diverses espèces du règne animal et il est fait mention de ces travaux dans différents ouvrages de synthèse (DANILEVSKII, 1961, DOBZHANSKY et BOESIGER, 1968).

Effectivement, nous avons constaté que si des espèces ayant par ailleurs les caractéristiques de sédentaires, *Mamestra brassicae* L., *M. oleracea* L., *Scotia exclamationis* L. sont soumises à certaines interactions de facteurs, elles extériorisent,

(1) Travaux de Mme BRUNNARIUS, I. N. R. A., Zoologie Versailles.

chez les populations provençales, des caractères écophysiologiques différents de ceux qui ont été signalés chez ces insectes en d'autres régions (POITOUT et BUES, 1973).

Au contraire, les réactions des espèces migrantes dans nos élevages sont semblables, en première approximation tout au moins, à celles qui ont été signalées en divers pays. Il ne semble pas que des caractères tels que la résistance au froid, ou encore les durées ou le cours du développement en fonction de la température et de la photopériode chez les noctuelles *A. gamma, S. ipsilon, P. saucia, M. unipuncta* par exemple, soient différents en Provence de ce qui a été observé à Versailles par l'un de nous.

En ce qui concerne les espèces migrantes, les résultats sont donc fragmentaires et imprécis. L'idéal serait évidemment de pouvoir comparer systématiquement, dans des conditions rigoureusement contrôlées, les réactions respectives d'un assez grand nombre d'insectes d'origines diverses. Nous n'avons pas cette possibilité mais nous sommes en mesure d'échelonner les expériences dans le temps grâce à l'utilisation de milieux alimentaires artificiels (POITOUT et BUES, 1970).

III. — DISCUSSION

Dans le domaine de l'écologie, des pionniers en matière de migrations chez les Lépidoptères comme BISHARA en Égypte et WILLIAMS en Angleterre, ont bien avant nous utilisé des pièges, récolté des insectes, disséqué des papillons, etc. Les conclusions qu'ils ont formulées ont été assez remarquables pour avoir servi de base à un grand nombre de travaux et avoir fait admettre, en dépit de critiques mal fondées, le principe des mouvements migratoires.

Nous savions par conséquent dès le début de nos recherches que ces mouvements étaient une réalité mais il restait à prouver, compte tenu de nos hypothèses, qu'ils étaient suffisamment amples et réguliers pour assurer d'importants transferts de population et pour conditionner ainsi le cycle évolutif d'un certain nombre d'espèces.

Il s'est donc agi pour nous, essentiellement, de procéder à une série de vérifications expérimentales impliquant la présence de témoins, donc, en définitive, de comparer les insectes que nous considérions comme des migrateurs, à ceux que nous tenions pour sédentaires. Il ne nous a pas paru déraisonnable d'utiliser nombre de techniques éprouvées dans le cadre de cette méthode.

Dans le domaine de l'écophysiologie, nous avons, rappelons-le, divisé les *Noctuidae* polyvoltines en trois groupes comprenant respectivement les espèces typiquement migrantes (sans diapause), les espèces typiquement sédentaires (diapausantes) et les espèces à la fois migrantes et diapausantes.

En soulignant que la cohabitation chez un même insecte des tendances « diapausante » et « migratoire » est possible, même si elle paraît peu fréquente, *a priori* cette classification nous invite à considérer que l'équivalence migration-diapause sur le plan écologique implique non plus l'exclusion presque obligatoire de l'une par l'autre, mais au contraire une complémentarité éventuelle des deux phénomènes. Pour pouvoir accomplir un cycle évolutif régulier et se soustraire aux rigueurs du climat, les Noctuelles du troisième groupe doivent effectivement soit au cours d'une même génération, soit au fil des générations, tantôt manifester un état identique

ou assimilable à l'état de diapause, tantôt effectuer une migration. C'est le cas de *H. armigera*, c'est également, dans une certaine mesure celui de *A. gamma*, (qui, suivant nos conceptions n'est donc pas un migrant « typique » (comme *S. ipsilon* par exemple) mais simplement un migrant « notoire ».

Si la classification définie ci-dessus est simple, la répartition des espèces dans les différents groupes l'est beaucoup moins. Nous ne pouvons en effet effectuer cette répartition sans considérer que les espèces du troisième groupe sont éventuellement des intermédiaires *dans le cadre de l'évolution* entre celles du premier et celles du second. Ainsi, peut-être reflètent-elles, dans l'espace, certains stades de l'évolution dans le temps des caractères « diapause » et « migration » chez les espèces des groupes 1 ou 2. Le cas échéant toutes les étapes, donc tous les cas, seraient possibles, du diapausant classique à l'insecte chez lequel, en raison d'un « reliquat » de diapause, la vitesse de développement diminue parfois de façon à peine perceptible. En définitive, le troisième groupe de *Noctuidae* est peut-être beaucoup plus important que nous ne le pensons. Quant au phénomène « diapause », peut-être n'est-il que la manifestation spectaculaire d'un phénomène plus général dont les conséquences visibles sont parfois relativement discrètes. Nous aborderons à nouveau ce sujet dans l'une de nos prochaines publications.

Dans le domaine de la génétique, il est vraisemblable que la variabilité des écotypes chez les noctuelles migrantes est d'une façon générale relativement faible, et qu'elle dépend pour chaque espèce de la tendance et de l'aptitude des papillons à migrer. Il paraîtrait normal d'une part que cette variabilité dans l'espace, suivant l'axe principal d'orientation du mouvement migratoire, tende vers zéro chez un migrant notoire, sauf cas véritablement très particulier (cf. ci-dessous), d'autre part, qu'elle soit nettement perceptible chez une espèce à la fois largement répandue mais susceptible de ne migrer en grand nombre que sur des distances faibles ou moyennes. Notons à ce sujet que la comparaison des observations faites par HARDWICK (1965), KOMAROVA (1959), SOURES (1948) et POITOUT [1] respectivement sur les populations d'*H. armigera* d'Israël, de Turquie, de Tunisie et de Provence semble montrer que la tendance à manifester l'état de diapause est plus faible chez la population d'Israël que chez celles des trois autres régions. Si les observations d'HARDWICK étaient confirmées, il serait évident qu'un écotype d'*H. armigera* bien distinct de ses voisins septentrionaux existe dans le sud-est méditerranéen.

Étant donné ce qui précède, on pourrait être tenté de considérer *a priori* que les espèces migrantes susceptibles de présenter des écotypes sont également celles qui constituent le groupe des migrantes diapausantes. Ce serait peut-être une erreur. Il s'agit bien de deux groupes intermédiaires entre les migrants typiques et les sédentaires typiques ; à ce titre ils doivent présenter maintes analogies mais jusqu'à plus ample information, il est prudent de les considérer comme éventuellement distincts et ce, pour diverses raisons :

— il n'est pas certain qu'une espèce qui est d'une part diapausante, d'autre part migrante notoire, présente des écotypes ;

— en Eurasie, dans le sens est-ouest perpendiculaire à celui des mouvements migratoires, il existe un gradient climatique pouvant susciter éventuellement un gradient d'écotypes chez une espèce migrante ;

(1) Données non publiées.

— si, pour une espèce migrante notoire il se trouve que deux sous-aires géographiques distinctes au plan des mouvements migratoires soient juxtaposées, il n'est pas impossible que deux écotypes différents de l'espèce existent respectivement dans l'une et l'autre des sous-aires considérées.

CONCLUSION

Les critères auxquels nous avons recours peuvent paraître pléthoriques et on pourrait juger plus rentable d'utiliser uniquement certains d'entre eux, pour avoir la possibilité de travailler sur un nombre d'espèces plus important. L'objection serait valable si, d'une part, la valeur d'un critère restait constante, et si, d'autre part, seules les caractéristiques des mouvements migratoires étaient l'objet de nos préoccupations. Or l'intérêt de tel ou tel critère est variable en fonction de l'espèce, de l'époque et du lieu considérés : l'arrivée ou le départ d'une population migrante n'est en effet pas toujours aussi simple à mettre en évidence que l'apparition ou l'exode de la noctuelle *gamma* dans la région parisienne. Par ailleurs, les conséquences des migrations sur la répartition des populations dans l'espace présentent pour nous autant d'intérêt que les migrations elles-mêmes. Il s'ensuit que notre étude doit englober tous les problèmes relatifs aux transferts des populations imaginales, chacune d'entre elles étant considérée dans son ensemble. Dans ces conditions, notre meilleure chance de réussite ne peut résider que dans la synthèse d'un grand nombre de résultats obtenus dans les domaines respectifs de l'écologie, de l'écophysiologie et de la génétique.

Obligation nous étant faite corollairement de faire maintes suppositions, nous nous efforçons d'agencer les observations, les résultats expérimentaux et les hypothèses en faisceaux cohérents susceptibles de rendre compte, chacun à leur manière, des divers phénomènes étudiés et ainsi de se compléter, de s'étayer mutuellement. Nous avons donné un aperçu de chacune des voies suivies ; nous aurons prochainement l'occasion d'analyser celle qui rassemble les données et les hypothèses relatives aux mouvements migratoires.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

COMPARATIVE STUDY OF BIOLOGICAL CHARACTERS PERTAINING TO SOME MULTIVOLTINE MIGRATORY AND SEDENTARY SPECIES OF *NOCTUIDAE*

I. — HYPOTHESIS OF WORK. TRENDS OF STUDIES

Among the multivoltine lepidopterous species, particularly a group of *Noctuidae*, exists in the sens that the related ecological observations can not yield to a coherent system, if one admits the possibility to accomplish regularly the important migrations by adults.

If such migrations interfere, it must corollary exist as in the migratory an sedentary species, a series of differences characteristic to ecology, ecophysiology, ecological genetics as much at the level of individuel as that of populations.

The study of migratory movements apply consequently to the resort in working methods essentially based on the research and evidence ot these differences.

The results obtained actually permit to provide a starting contribution to the study of migratory phenomenon in *Noctuidae* and their consequences on the appearence of species in the area according to time.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BISHARA I. T., 1932. The greasy cutworm (*Agrotis ypsilon* ROTT.), *Egypt. Bull. Minist. Agric. Egypt. Techn. Scient. Serv.*, **114**, 55 p.

CAYROL R., 1965. Relations existant entre les migrations et le cycle évolutif de certaines espèces de *Noctuidae* (Insectes Lépidoptères). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **260**, 5373-5375.

CAYROL R., 1972. Famille des *Noctuidae*, in *Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture de* BALACHOWSKY A. S. Tome II, second volume, 1255-1472.

DANILEVSKII A. S., 1961. *Photoperiodism and seasonal development of insects* (en russe). Traduction anglaise 1965, Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 282 p.

DOBZHANSKY T., BOESIGER E., 1968. *Essais sur l'évolution*, Masson, 182 p.

FISHER K., 1938. Migrations of the Silvery moth (*Plusia gamma* T.) in Great Britain. *J. Anim. Ecol.*, 230-247.

FRENCH R. A., 1964. Long range dispersal of insects in relation to synoptic meteorology, *Proceedings XIIth International Congress of Entomology*, London, 8-16 july, (FREEMAN P.), p. 419.

FRENCH R. A., 1969. Migration of *Laphygma exigua* HÜBNER (*Lepidoptera Noctuidae*) to the British isles in relation to large scale weather systems. *J. Anim. Ecol.*, **38**, 1, 183-210.

HARDWICK D. F., 1965. The corn earworm complex. *Mem. Entomol. Soc. Canada*, **40**, 46-49.

KOMAROVA O. S., 1959. On the conditions determining the diapause of the hibernating pupae in *Chloridea obsoleta* F. (*Lepidoptera, Noctuidae*). *Ent. Rev.*, **38**, 352-360.

POITOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **2**, 1, 79-91.

SOURES B., 1948. Contribution à l'étude des Lépidoptères de la Tunisie. *Ann. Serv. Bot. Agron. Tunisie*, **21**, 93-96.

POITOUT S., BUES R., 1973. Mise en évidence d'une diapause nymphale de type « estival » dans des populations européennes de deux Lépidoptères *Noctuidae Hadeninae* (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.). Facteurs d'induction et aperçu sur la variabilité inter-population de ce caractère. *C. R. Acad. Sci. Fr.* **276**, 3367-3370.

WILLIAMS C. B., 1958. *Insect Migration*. Collins, London, 235 p.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 11-39.

SUR L'ÉCOLOGIE DE *CEROPLASTES RUSCI* L. (*HOMOPTERA, LECANOIDAE*) DANS LES ALPES-MARITIMES

C. BÉNASSY et E. FRANCO

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

Après avoir souligné l'importance des ennemis naturels existants et indiqué les méthodes d'études employées, les auteurs décrivent l'évolution de *C. rusci* en soulignant la migration affectant les stades âgés à l'automne. Les caractéristiques spécifiques des 2 espèces de *Tetrastichus* rencontrées une fois décrites, le cycle évolutif des 2 principaux parasites (*Scutellista cyanea* et *Tetrastichus ceroplastae*) est rapporté comme élément nécessaire à l'essai d'interprétation proposée pour les fluctuations périodiques de populations de *C. rusci*.

I. — INTRODUCTION

Espèce classique du maquis méditerranéen (BALACHOWSKY, 1929), devenue aujourd'hui cosmopolite (YASUMATSU, 1956), la « Cochenille du Figuier » (*C. rusci*) est contrecarrée dans le Bassin Méditerranéen, son pays d'origine (ROSEN, 1967), par l'existence constante d'ennemis naturels variés.

Leur liste établie au début du siècle par SILVESTRI et MARTELLI (1908) a été complétée depuis (YASUMATSU, 1956). En outre, elle s'est précisée car les espèces indéterminées du genre *Tetrastichus* rencontrées par les auteurs italiens ont été décrites par DOMENICHINI (1965). Aujourd'hui, *Tetrastichus ceroplastae* GIRAULT est toujours mentionné, associé à *Scutellista cyanea* MOTSCH. (Pteromalide polyphage), dans les inventaires réalisés à l'occasion des études récentes portant sur les *Ceroplastes* (KHASAWINAH et TALHOUK, 1964 ; ROSEN, 1962, 1967). Par contre, *T. ceroplastophilus* DOMEN., parasite secondaire évoluant aux dépens des deux précédents est beaucoup moins fréquent. Retrouvé sur la Côte d'Azur (BÉNASSY et BILIOTTI, 1963), il a été mentionné aussi récemment en Israël (ROSEN, 1969 ; AVIDOV, 1970).

Or, les populations de *C. rusci* sur figuier, contre lesquelles aucune intervention chimique n'a jamais lieu, manifestent sur la Côte d'Azur des fluctuations énormes

de densité, les amenant pratiquement à disparaître certaines années alors que les cochenilles envahissent parfois complètement la surface des feuilles et des rameaux.

A l'envahissement total des arbres par *C. rusci* fait suite généralement une manifestation massive des parasites mentionnés plus haut. Aussi, était-il intéressant d'étudier, sur le plan écologique, les relations pouvant exister entre les entomophages et leur hôte, afin de vérifier si elles étaient la cause essentielle des brusques variations de densité enregistrées.

C'est pourquoi, délaissant délibérément au cours de ce travail toute étude éthologique et biologique des différents parasites, réalisée déjà dans le cas de *T. ceroplastae* par BEN DOV (1970 *b*), qui aurait réclamé l'entretien de leur élevage permanent, mis au point par ailleurs (BEN DOV, 1970 *a*), nous nous sommes attachés à connaître l'évolution de la Cochenille et de ses parasites dans le cadre régional. En outre, nous avons noté à l'échelle des arbres, l'influence particulière de l'exposition comme approche initiale à l'établissement possible d'une méthode d'échantillonnage ultérieure permettant, par l'appréciation satisfaisante de l'importance des populations de cochenilles, l'étude précise de leur dynamique.

II. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Cette étude est fondée sur deux types d'observations. Les unes à caractère qualitatif ont été réalisées essentiellement dans deux biotopes distincts. L'un situé au Cap d'Antibes, au Centre de Recherches de l'I. N. R. A., intéresse des figuiers greffés, âgés, mais soigneusement entretenus. L'autre est localisé en bordure de la mer, dans un petit peuplement spontané de figuiers à port buissonnant par suite du nombre important de rejets plus ou moins étalés partant de la base du tronc principal.

Les observations à caractère quantitatif intéressaient un arbre de ce dernier biotope où les prélèvements de feuilles et de rameaux étaient réalisés en séparant chaque fois par lots correspondant aux quatre expositions les échantillons prélevés. On distinguait en outre, pour chacune des expositions, deux positions précises le haut et le bas de l'arbre. La première correspondait à tout prélèvement effectué à deux mètres au-dessus du sol. Par contre, la mention bas qualifiait des échantillons récoltés dans la strate végétale au contact du sol dont la hauteur maximale ne dépassait pas 10 à 20 centimètres.

A chaque date d'observations correspondaient donc huit échantillons de feuilles et autant de rameaux. Les divers échantillons étaient constitués par six feuilles et six fragments de rameaux dont la longueur pouvait varier de 2 à 4 centimètres, tandis que le diamètre se maintenait dans d'étroites limites (0,6 à 0,8 cm).

Pour d'aussi faibles longueurs, les rameaux pouvaient être assimilés à des cylindres, dont on calcule aisément la surface. Par contre, en l'absence de critères simples permettant d'évaluer la superficie d'un limbe aussi découpé que celui d'une feuille de figuier, les dénombrements de populations s'effectuaient sur une surface fixe. C'était celle d'un carré de 3 centimètres de côté, dont la situation devait nous être dictée par les premières observations réalisées sur la dispersion et la localisation des jeunes larves à l'éclosion.

Celles-ci ne se répartissent pas au hasard : elles s'installent dans leur majorité le long des nervures. La portion prélevée se situait à la base du limbe, juste au-dessus du point de départ des nervures secondaires, la nervure centrale constituant l'axe médian du carré. On savait que la population ainsi délimitée, puis analysée, était plus dense que sur le reste de la feuille. Toutes les densités par unité de surface foliaire rapportées par la suite donneront donc une image par excès des populations pouvant exister sur une feuille ou dans un arbre.

Bien que les prélèvements d'échantillons aient été effectués aux quatre points cardinaux, le figuier étudié présentait deux zones distinctes : une ensoleillée (S.-E. ; S.-O.) et une ombragée ; le caractère de cette dernière était amplifié par le couvert dû à la proximité immédiate de quelques pins d'Alep.

Pour la commodité des dénombrements périodiques, nous n'avons distingué, par analogie avec les Diaspines, que deux stades larvaires chez *C. rusci*, rejoignant en cela KHASAWINAH et TALHOUK (1964), alors qu'il en existe normalement trois (SILVESTRI et MARTELLI, 1908), comme

d'ailleurs chez les deux espèces voisines *C. floridensis* COMST. (BODENHEIMER, 1935 ; AMITAI, 1969) et *C. sinensis* DEL GUERC. (MONASTERO et ZAAMI, 1959 ; FREDIANI, 1960).

A côté des larves mobiles sans sécrétion cireuse, nous avons regroupé en un seul stade, les deux premiers existant normalement, mais peu individualisés morphologiquement si ce n'est, parallèlement au dépôt plus ou moins accentué de cire, par l'existence des deux filaments postérieurs, visibles chez la larve I et qui disparaissent avec la première mue.

Par contre, la formation bien nette des quinze masses cireuses marginales et des deux centrales, caractéristiques du dernier stade larvaire nous a permis d'assimiler cet aspect à un autre stade précis, précédant immédiatement dans notre dénomination la jeune femelle adulte.

En complément des comptages réguliers effectués dans le but de connaître l'évolution de la Cochenille et de ses parasites, l'inventaire de ces derniers était réalisé également, soit en mettant en éclosoirs des fragments de végétaux infestés, soit en essayant de maintenir en survie des branches de figuier en leur conservant une des extrémités dans l'eau, pour récolter dans les deux cas, les parasites adultes dès leur apparition. En outre, pour connaître les périodes de présence des diverses espèces d'entomophages en cours d'année, leur piégeage au moyen de panneaux englués ou d'assiettes colorées fut également pratiqué.

III. — ÉTUDE DE *C. RUSCI*

Espèce à polyphagie limitée, (les plantes-hôtes appartiennent pour la plupart aux genres *Ficus, Myrtus, Pistacia, Morus, Ruscus,*), *C. rusci* a fait l'objet d'observations plus ou moins concordantes sur son évolution.

Bien que souvent inventoriée, la faune de ses ennemis naturels, n'avait pas donné lieu à des recherches particulières, si ce n'est pour *Scutellista cyanea* MOTSCH., Pteromalide polyphage (SILVESTRI et MARTELLI, 1908 ; SMITH et COMPÈRE, 1928). Aussi, la biologie des divers autres entomophages constituant la biocénose demeurait-elle pratiquement inconnue.

A l'échelle de la Méditerranée, *C. rusci* possède, selon les régions, de une à trois générations annuelles. La bordure septentrionale de cette vaste région permet l'accomplissement d'une seule génération : c'est le cas sur la Côte d'Azur (BALACHOWSKY et MESNIL, 1935) comme en Italie (ZOATTI, 1920 ; SILVESTRI, 1927), alors que dans quelques localités bien abritées de la côte italienne, en Afrique du Nord, au Liban (KHASAWINAH et TALHOUK, 1964), en Yougoslavie (BATINICA et COLIC, 1955) et en Israël (BODKIN, 1927), deux générations se manifestent normalement. Il est à souligner que dans ce dernier pays, l'apparition successive de trois générations a été mentionnée également dans certaines circonstances (CARMIN et SCHEINKIN, 1931).

Les divers auteurs signalés, d'opinion variée quant à l'hivernation de l'insecte, notent tous à l'automne une migration des cochenilles depuis les feuilles vers les rameaux et les branches charpentières. Cette migration, des deuxièmes stades pour certains, des jeunes femelles adultes pour d'autres, n'est suivie de la part de ces mêmes stades d'évolution, d'aucun mouvement en sens inverse à la fin du printemps suivant.

En mai, débute la ponte des individus fixés sur les rameaux ; les jeunes larves à l'éclosion se portent sur les nouvelles feuilles pour se localiser le long des nervures de la face supérieur du limbe.

Suivant les conditions climatiques régionales une nouvelle ponte peut avoir lieu en été comme c'est le cas en Afrique du Nord et dans la partie orientale du Bassin méditerranéen, en Israël notamment (BODKIN, 1927).

Dans les Alpes-Maritimes, les observations réalisées régulièrement dans diverses

localités s'échelonnèrent de 1959 à 1962 d'abord, puis de 1966 à 1968. Au terme de chacune de ces deux périodes, les notations durent être interrompues du fait de l'absence totale de cochenilles éliminées par suite de l'abondance des ennemis naturels étudiés par ailleurs.

Pour l'évolution de *C. rusci*, les différences micro-climatiques tenant à la situation des deux localités d'observations n'entraînent pas de modifications significatives du cycle de l'insecte.

Il en est de même à l'échelle des arbres du deuxième biotope, où l'on peut noter cependant une influence certaine de l'exposition sur l'aspect des populations.

Le cycle de *Ceroplastes rusci* s'établissait ainsi : partant au début de l'été d'une ponte dont l'éclosion maximale se situe en juin, on observait dès le mois suivant l'envahissement des feuilles par les larves mobiles qui se transforment bientôt en premiers stades larvaires de forme étoilée caractéristique. Ces derniers constituent courant juillet l'ensemble des populations. Ils évoluent pour faire place vers la fin du mois aux deuxièmes stades larvaires qui représentent jusqu'à la mi-août le stade le plus fréquent dans les populations, à côté cependant des premières jeunes femelles adultes apparues précocement. C'est à cette époque que les différences microclimatiques liées à l'exposition sont les plus visibles sur l'aspect des populations.

En effet, l'analyse de variance [1] pratiquée sur les observations réalisées au cours de la seconde moitié de l'été mettait en évidence une différence significative dans le nombre de premiers stades fixés suivant les diverses expositions.

Ils demeuraient les moins nombreux à l'exposition sud, par opposition aux trois autres, le 9 août. Ce fait était significatif à 5 p. 100, l'exposition est, la plus ombragée, hébergeant le plus grand nombre d'individus (tabl. 1).

TABLEAU I

Nombre moyen de premiers stades fixés en fonction de l'exposition
(densité par dm²)

	Valeur de F		Moyenne			
	Théorique	Calculée	S.	O.	N.	E.
9 août	9,28	9,551 6*	2,2	58,1*	54,6*	79,0*
6 septembre	28,71	70,918 5**	18,8	0	43,1**	185,4**
21 septembre	28,71	51,050 2**	0	2,0	0	105,7**

Le 6 septembre, le phénomène se renforçait, l'analyse montrant une différence significative à 1 p. 100 entre le nombre de premiers stades fixés au sud et ceux comptés comparativement à l'est. A cette date, les différences établies entre le nord et l'est étaient hautement significatives également.

[1] Nous tenons à remercier bien vivement ici M. TOMASSONE et son service de Biométrie pour les analyses réalisées.

Le 21 septembre, l'absence de premiers stades larvaires à l'exposition sud et leur maintien par contre en grand nombre à l'est, confirmait les résultats précédents.

Par contre, à la fin du mois de septembre, ces populations s'uniformisent et les jeunes femelles adultes constituent le seul stade rencontré dans les populations jusqu'au printemps suivant. Dans la localité 1, la reprise d'évolution est manifeste à partir de la troisième décade de février pour la partie ensoleillée, de la deuxième quinzaine de mars pour la partie à l'ombre, et la ponte débute à la fin du mois de mai.

En 1966, pour les figuiers isolés du deuxième biotope, le cycle de *Ceroplastes* étudié sur rameaux tout au long de l'année et parallèlement sur feuilles du printemps à l'automne présentait les caractéristiques suivantes (fig. 1).

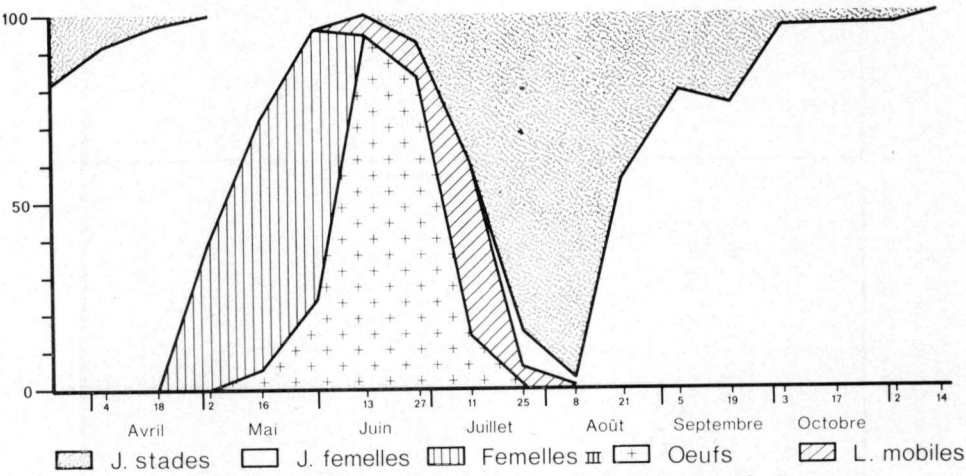

FIG. 1. — *Évolution schématique de* C. rusci L. *relevée sur figuier dans les Alpes-Maritimes en 1966*

A la reprise d'évolution fin mars, les jeunes femelles représentent le stade dominant. Devenues aptes à pondre début mai, elles émettent leurs premiers œufs quelques jours plus tard, le maximum d'œufs se rencontrant dans la première quinzaine de juin. Les premières larves mobiles se manifestent à cette époque et gagnent immédiatement les feuilles. Dès la fin du mois de juin, alors que les populations sur rameaux sont essentiellement des femelles accompagnées de leur ponte (82 p. 100), les *Ceroplastes* présents sur les feuilles sont des jeunes stades comprenant déjà à côté des larves mobiles (28 p. 100) une majorité de premiers stades (74 p. 100) et quelques deuxièmes stades (4 p. 100). L'éclosion des œufs est achevée à la fin du mois de juillet.

C'est l'époque où les deuxièmes stades larvaires sont en majorité dans les populations. Dès le mois suivant, l'importance des jeunes femelles va croissant ; elles occupent une place prépondérante à partir des premiers jours de septembre, mais elles seront éliminées chaque année à l'automne par la chute des feuilles.

Un tel schéma se retrouvait l'année suivante sans variation appréciable dans tous les cas étudiés, l'une des constantes étant le stade d'hivernation : la jeune femelle adulte le constitue dans toutes les zones à une génération annuelle. Dans toutes les autres par suite du chevauchement des générations, jeunes femelles et deuxième stades larvaires se côtoient durant l'hiver, comme c'est le cas en Campanie (PRIORE, 1964).

Or, cette hivernation effectuée sur les branches charpentières et les rameaux de figuiers est précédée à l'automne d'une migration des cochenilles à partir des feuilles. Ce fait visible depuis le mois d'août va en s'amplifiant jusqu'à la chute des feuilles, époque où les cochenilles n'ont pas encore toutes déserté la surface foliaire. Cette chute joue donc un rôle qui restait à apprécier dans la régulation annuelle des populations de *Ceroplastes*.

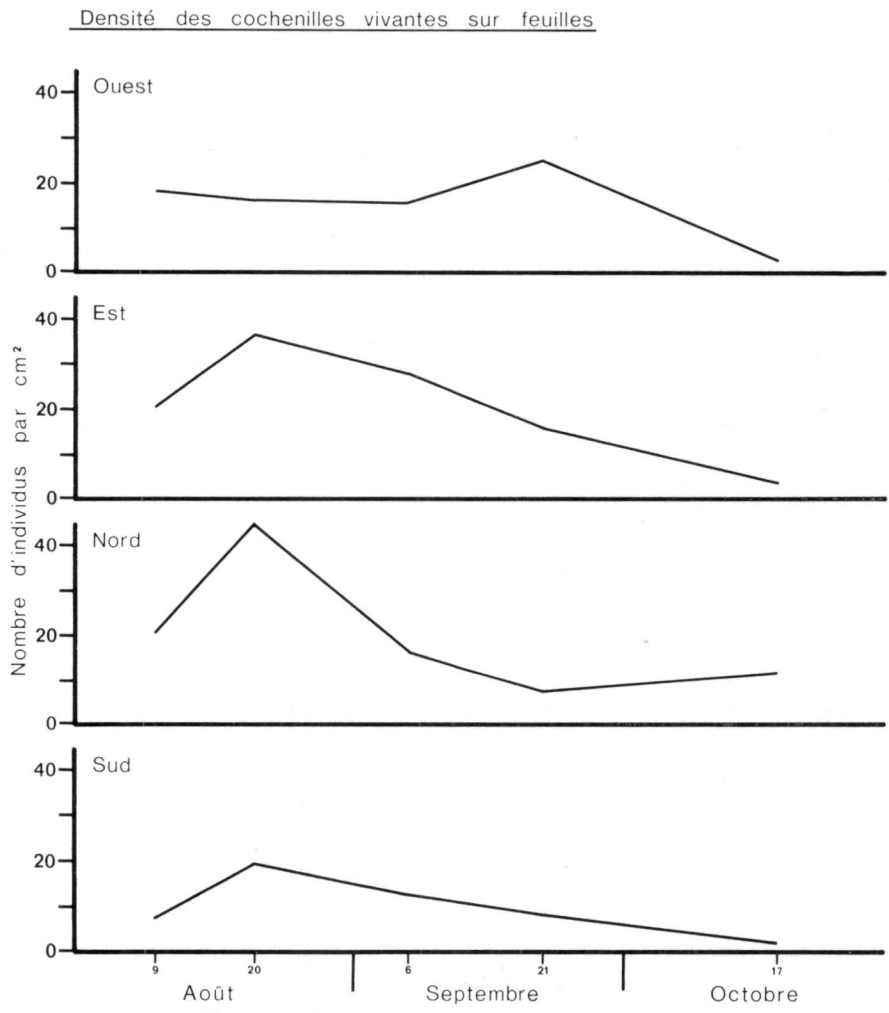

FIG. 2. — *Densité des cochenilles vivantes sur feuilles en fonction de l'exposition, à l'automne 1961*
(figuier, bord de mer)

Pour ce faire, nous avons noté les variations affectant la densité des cochenilles présentes sur feuilles et sur rameaux depuis la mi-août jusqu'à l'automne.

Sur feuilles, compte tenu des densités rencontrées aux quatre expositions du figuier au bord de mer, on enregistrait en 1961 pour trois expositions : est, nord, sud,

à partir du 20 août une régression régulière du nombre d'individus présents lors de chaque observation. A l'ouest, la densité peut être considérée comme constante jusqu'au 21 septembre. Mais à partir de cette date, la densité décroît également ; elle est minimale aussi le 17 octobre (fig. 2).

Ainsi, à l'échelle de l'arbre, entre le 20 août et le 17 octobre 1961, la densité de cochenilles passe de 28 individus à 5 à la veille de la chute des feuilles (fig. 3). L'année suivante dans les mêmes conditions sur un arbre voisin, la densité qui avoisinait 20 cochenilles (19,3)le 29 août, décroissait brusquement dès les premiers jours de septembre pour s'établir à 3,2 individus le 27 septembre. A la fin du mois suivant, plus aucune feuille ne subsistait sur les arbres.

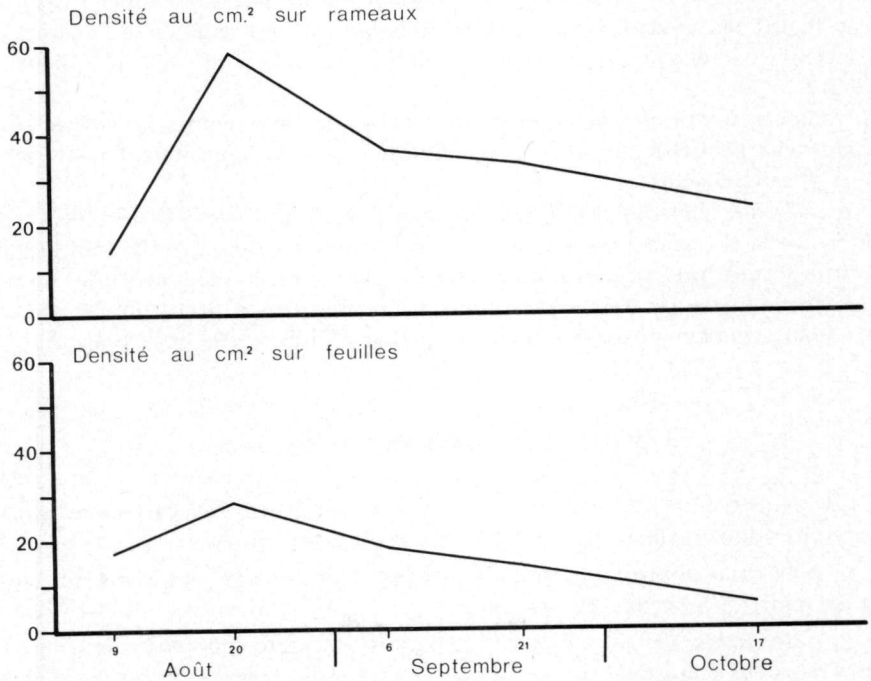

FIG. 3. — *Évolution à l'échelle d'un arbre de la densité des cochenilles vivantes sur rameaux et sur feuilles, à l'automne 1961*
(figuier, bord de mer)

Cette régression de la densité des populations de *C. rusci*, s'observe également entre le 26 août et le 26 septembre 1961, sur les feuilles des parties ombragées et ensoleillées de l'arbre du premier biotope, où comparativement au figuier sauvage du bord de mer les densités sont beaucoup plus réduites. Elles sont à la veille de la chute des feuilles de l'ordre de 0,1 individu à l'ombre et de 0,5 cochenille au soleil pour des populations initiales représentées par 2 et 5 individus respectivement.

En fait, ces diverses observations montrent que le facteur « chute des feuilles », s'il intervient dans la régulation des populations par l'élimination des cochenilles vivantes qu'il provoque, ne possède qu'une valeur relative, la majorité des cochenilles ayant quitté les feuilles par suite de leur migration. Ce phénomène migratoire semble dépasser le simple cadre du feuillage pour se poursuivre aussi au niveau des rameaux.

En effet, l'étude des variations de la densité des populations rencontrées sur rameaux amène à constater leur diminution continue. A l'échelle de l'arbre, cette diminution est dans tous les cas comparable et parallèle à celle notée antérieurement sur les feuilles. Ainsi, entre le 20 août et le 17 octobre 1961, la densité des cochenilles visibles sur rameaux décroissait régulièrement passant de 58 individus fin août à 23 cochenilles à la mi-octobre (fig. 3). Un mois plus tard, elle était de 11 individus et se stabilisait ensuite à ce chiffre durant tout l'hiver.

Un phénomène identique était enregistré dans les deux autres cas analysés, soit la même année sur l'arbre du premier biotope où du 26 août au 24 octobre les populations de *C. rusci* sur rameaux passaient de 12,6 à 0,6 individus pour la partie ombragée et de 1,9 à 1 cochenille pour la partie ensoleillée, soit l'année suivante où sur un figuier parmi ceux localisés au bord de la mer, la densité de la population de la Cochenille décroissait passant de 43 individus le 29 août à 14 cochenilles deux mois plus tard.

Dans ces conditions, la majorité des cochenilles hivernantes est située sur les branches charpentières, du fait de la migration de celles qui étaient installées sur feuilles et sur rameaux.

En résumé, dans les conditions locales de la Côte d'Azur, l'étude de *C. rusci* montre que la Cochenille possède une génération annuelle où la jeune femelle adulte constitue le stade préférentiel d'hivernation. Cette dernière s'effectue sur les branches charpentières par suite d'un comportement amenant dès la fin d'août les individus de *C. rusci* à quitter progressivement les feuilles et une partie des rameaux.

IV. — LES ENNEMIS NATURELS

Les parasites détectés sur *C. rusci* dès les premières observations et qui sont ensuite cités dans cette étude, sont les trois espèces suivantes :

— *Scutellista cyanea* MOTSCH. (parasite primaire de diverses lécanines) dont la larve se nourrit en prédatrice des œufs.

— *Tetrastichus ceroplastae* GIRAULT, parasite primaire endophage, évoluant aux dépens des deuxième stades et des femelles adultes de *C. rusci*. Sa présence élimine toute descendance de la part des cochenilles parasitées même chez les femelles adultes attaquées à la veille de la ponte. Dans ce cas particulier le parasite se localise dans la région dorsale de son hôte, toute la partie ventrale de la cochenille occupée par les œufs apparaissant, dès que le parasite dépasse le stade de larve à mi-évolution, comme une masse compacte en pleine décomposition.

— *Tetrastichus ceroplastophilus* DOMEN., parasite secondaire endophage, évolue aux dépens des larves âgées et des nymphes de l'espèce précédente. L'éclosion de l'adulte a lieu le plus fréquemment à travers le tégument ventral de la partie inférieure des nymphes de *T. ceroplastae* (fig. 4).

Au stade adulte, ces deux espèces de *Tetrastichus* redécrites par DOMENICHINI (1965) diffèrent par un certain nombre de caractères morphologiques précis tenant à la taille, à la couleur du corps et des pattes, à la forme des antennes et des ailes, un dimorphisme sexuel accusé existant au niveau de l'ornementation des antennes chez les mâles (fig. 5 et 6). Les principaux caractères distinctifs des deux espèces sont

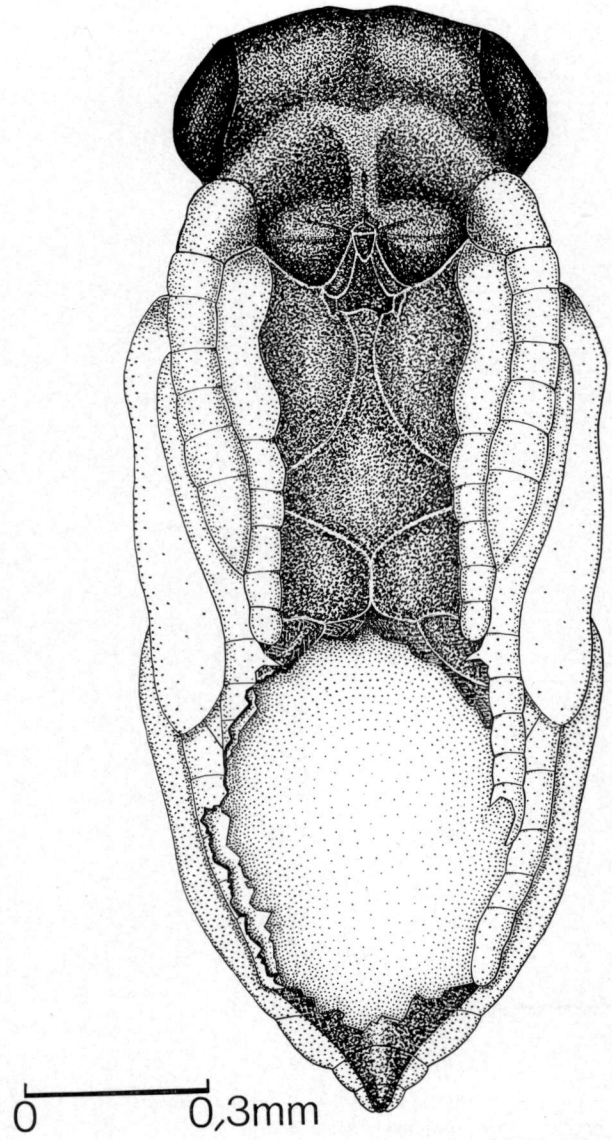

FIG. 4. — *Trou de sortie de l'adulte de* Tetrastichus ceroplastophilus DOMENICHINI *dans une nymphe formée de* T. ceroplastae GIRAULT

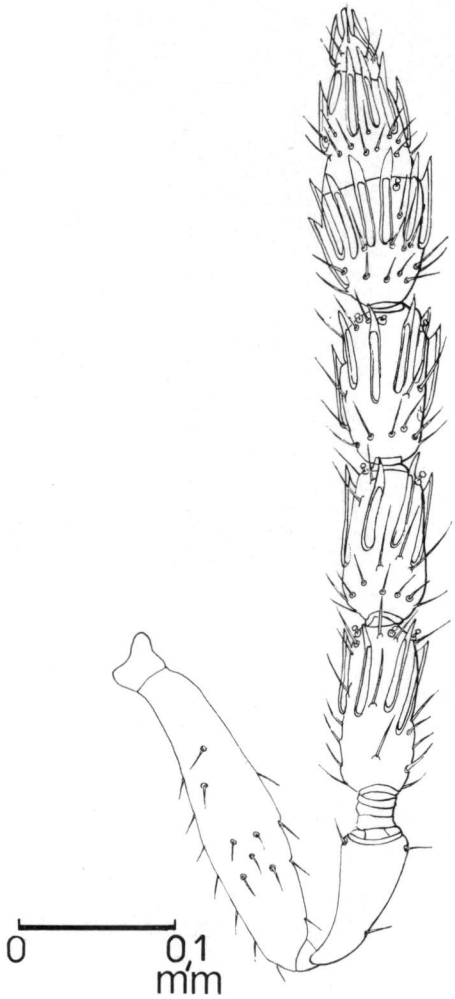

FIG. 5. — *Caractères spécifiques de* T. ceroplastae GIR.
5 *a*. — antenne de la femelle

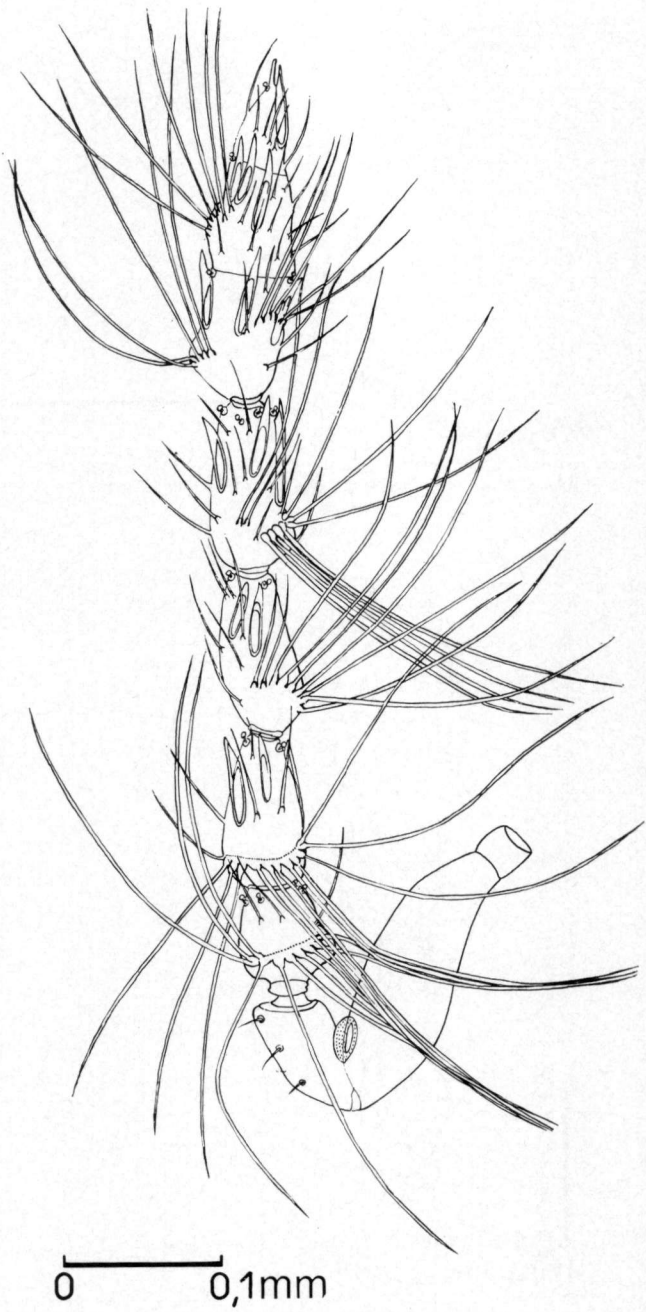

FIG. 5 *b*. — antenne du mâle

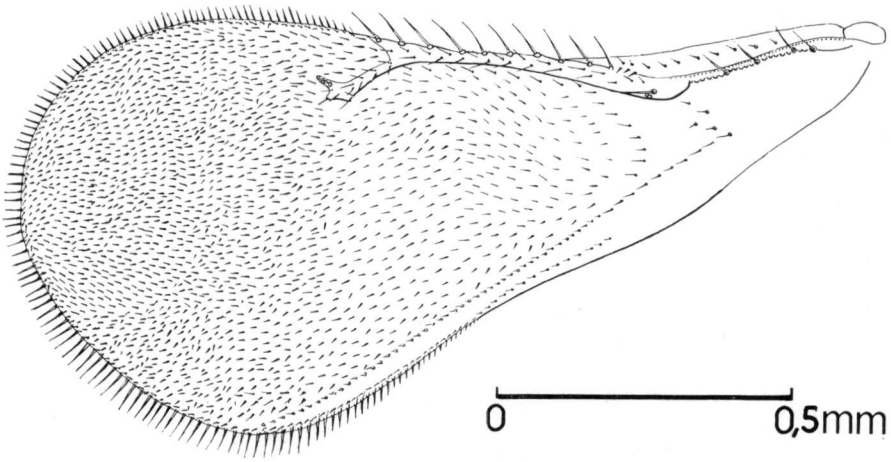

FIG. 5 *c.* — aile antérieure des individus des 2 sexes

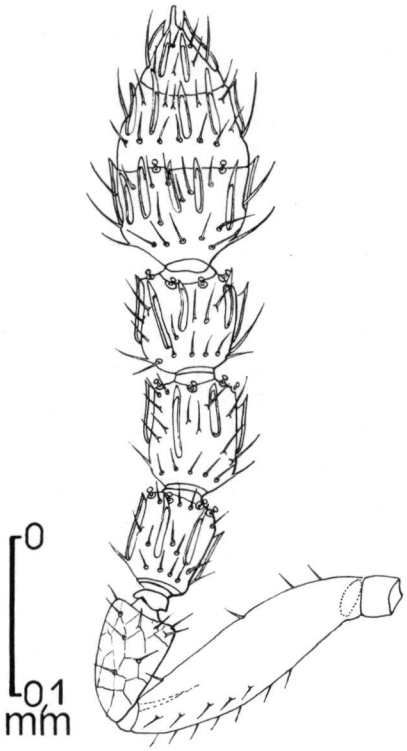

FIG. 6. — *Caractères spécifiques de* T. ceroplastophilus DOMEN
6 *a.* — antenne de la femelle

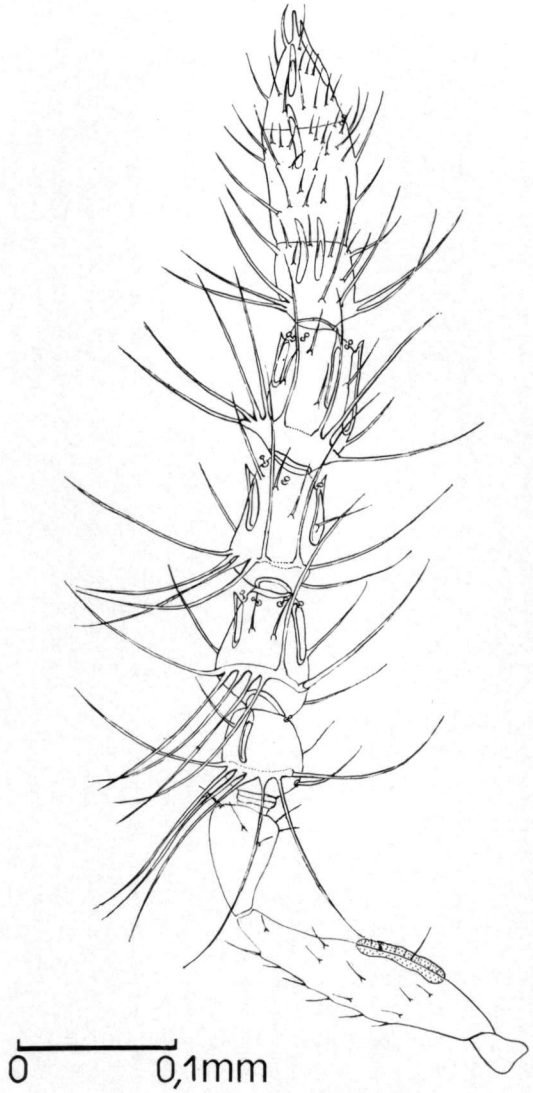

FIG. 6 *b*. — antenne du mâle

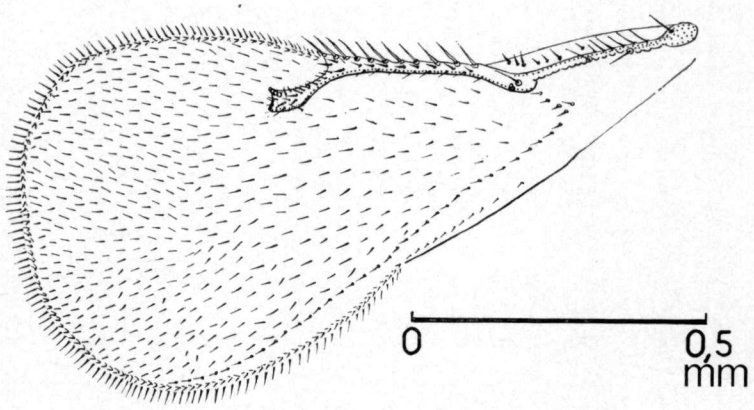

FIG. 6 *c*. — aile antérieure des individus des 2 sexes

TABLEAU 2

	Tetrastichus ceroplastae GIRAULT		*Tetrastichus ceroplastophilus* DOMEN.	
	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle
CORPS				
Couleur génér.	– Corps noir brillant, avec des reflets métalliques verdâtres.		– Corps vert olive brillant avec des reflets dorés sur le mesoscutum et le scutellum.	
Forme	– Abdomen court et trapu à marges extérieures arrondies.		– Abdomen allongé à marges extérieures parallèles.	
Taille	1,6-1,9 mm	1,1-1,3 mm	1,2-1,4 mm	0,7-1,1 mm
PATTES	– Pattes jaunâtres avec des plages embrunies.		– Pattes brun-noir à noir avec des taches localisées blanchâtres à blanc-jaunâtre.	
ANTENNES	– Scape et pédicelle jaunes ; flagelle brun.		brun-noir	
	– Scape subcylindrique deux fois et demi plus long que le pédicelle, couvert de soies au nombre de 4 à 5 sur la marge ventrale.	– Scape un peu élargi à sa partie distale, deux fois plus long que le pédicelle, plaque sensorielle de couleur brune égale au 1/4 environ de la longueur du scape, présence de trois soies sur la marge ventrale du pédicelle.	– Scape subcylindrique, quatre fois plus long que large, la marge ventrale surmontée de trois soies.	– Scape subcylindrique trois fois plus long que le pédicelle, la marge ventrale ornée d'une carène sensorielle de longueur égale au 1/3 ou à la moitié de la longueur interne du scape.
	– 4 annelli.	– Pédicelle deux fois plus long que large, un peu plus long que le premier article du funicule et subégal au deuxième.	– Pédicelle, deuxième et troisième article du funicule de même longueur. Ces derniers un peu plus larges que le pédicelle qui est 1/4 plus long que large.	– 2 annelli.
	– Articles du funicule subégaux, 1/4 plus longs que le pédicelle.	– 2 annelli laminaires.	– Premier article du funicule à la fois plus court et plus étroit que le précédent.	– Premier article du funicule aussi long que le pédicelle, mais un peu plus court que les articles 2 et 3 qui sont subégaux mais plus courts que le 4e.
	– Massue aussi longue que les deux articles précédents réunis, article terminal très court (fig. 5 *a*).	– Premier article du funicule subquadrangulaire ; articles 2,3 et 4 subégaux, leur longueur égale à 1,5 à 2 fois leur largeur.	– Massue de trois articles un peu plus large et longue que les deux articles précédents réunis (fig. 6 *a*).	– Massue deux fois plus longue que le 4e article du funicule, si l'on exclut la sensille apicale.
		– Massue de trois articles, les deux premiers aussi longs que les articles 3 et 4 du funicule ; le dernier égal à presque la moitié des deux autres.		– Chaque article du funicule et le premier de la massue de forme sensiblement tronconique est pourvu de soies verticillées, dont la longueur est égale à celle de l'article qui les porte et du suivant (fig. 6 *b*).
		– Présence sur les articles du funicule et sur le premier de la massue de verticilles de soies, dont la longueur atteint celle des deuxième et troisième articles du funicule réunis ; sur le 2e article, soies plus courtes égales aux 2/3 des précédentes (fig. 5 *b*).		
AILES	Longueur des ailes antérieures égale à deux fois leur largeur maximale ; nervure marginale égale à une fois 1/3 la nervure submarginale ; nervure stigmale égale au 1/3 de la nervure marginale (fig. 5 *c*).		Ailes antérieures un peu plus longues que le double de leur largeur maximale ; nervure marginale aussi longue que la cellule costale. Nervure stigmale égale à un peu moins de la moitié de la nervure marginale (fig. 6 *c*).	

résumés dans le tableau 2 ci-contre, où l'on a établi un parallèlisme étroit entre les quatre type d'individus rencontrés.

Des trois espèces signalées, les deux premières, *S. cyanea* et *T. ceroplastae* ont été notées constamment durant chacune des périodes d'observations envisagées. Par contre, la troisième, *T. ceroplastophilus*, rencontrée la première année dans deux localités du premier biotope ne devait être retrouvée par la suite que d'une façon sporadique et toujours à des niveaux négligeables (fig. 7).

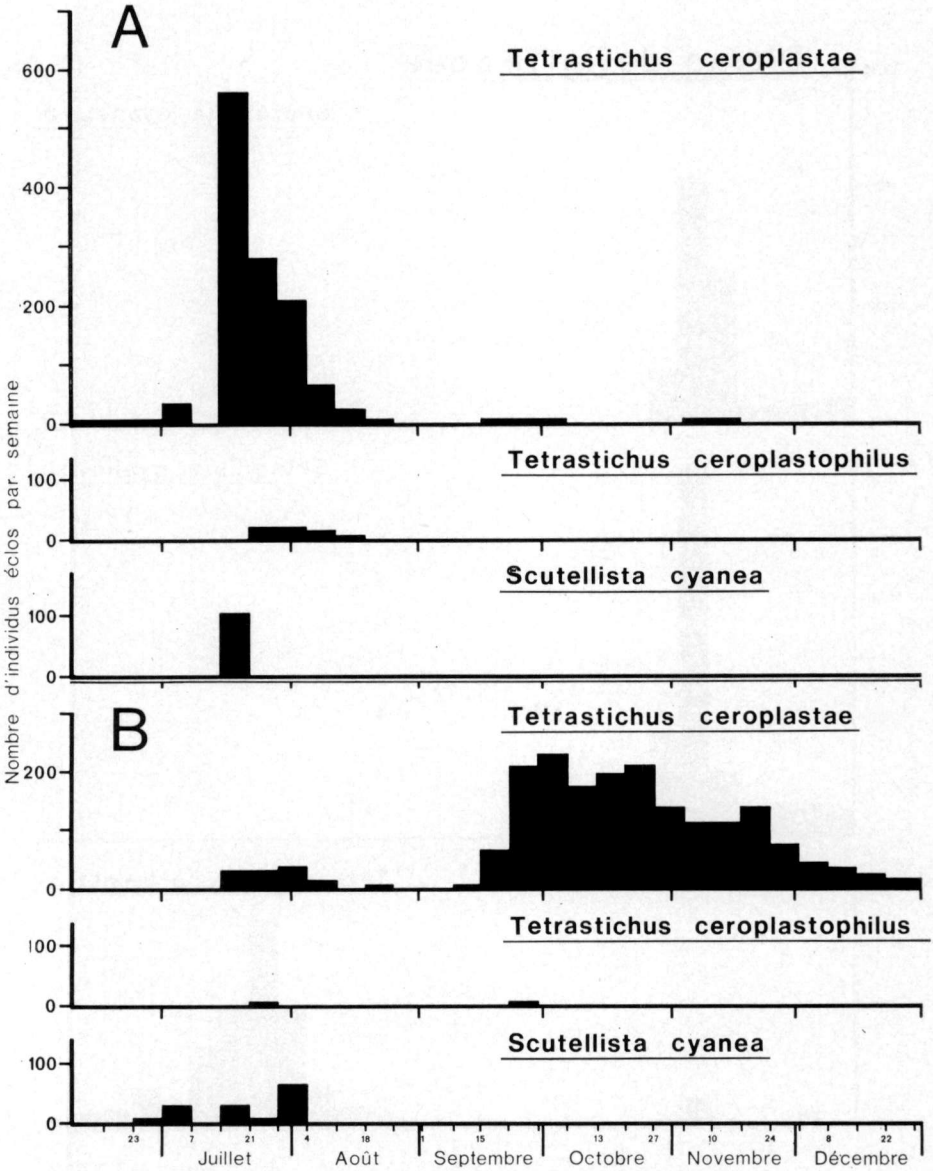

FIG. 7. — *Répartition au cours de l'année 1961 des entomophages obtenus en éclosoirs dans 2 localités d'un même biotope* (cap d'Antibes)

On recueille *S. cyanea* une seule fois par an ; son éclosion massive est groupée en général sur une très courte période, deux à trois semaines environ. Il arrive cependant que les sorties extrêmes de l'espèce soient espacées d'une période de 1 à 2 mois.

Pour *T. ceroplastae*, deux périodes d'éclosions se succèdent dans le temps. Toutes deux sont régulières, plus ou moins étalées. La première est plus limitée en nombre que la seconde dont la durée peut avoisiner cinq à six mois, parfois plus.

Les éclosions de *T. ceroplastophilus* suivent les deux périodes déjà reconnues pour son espèce-hôte.

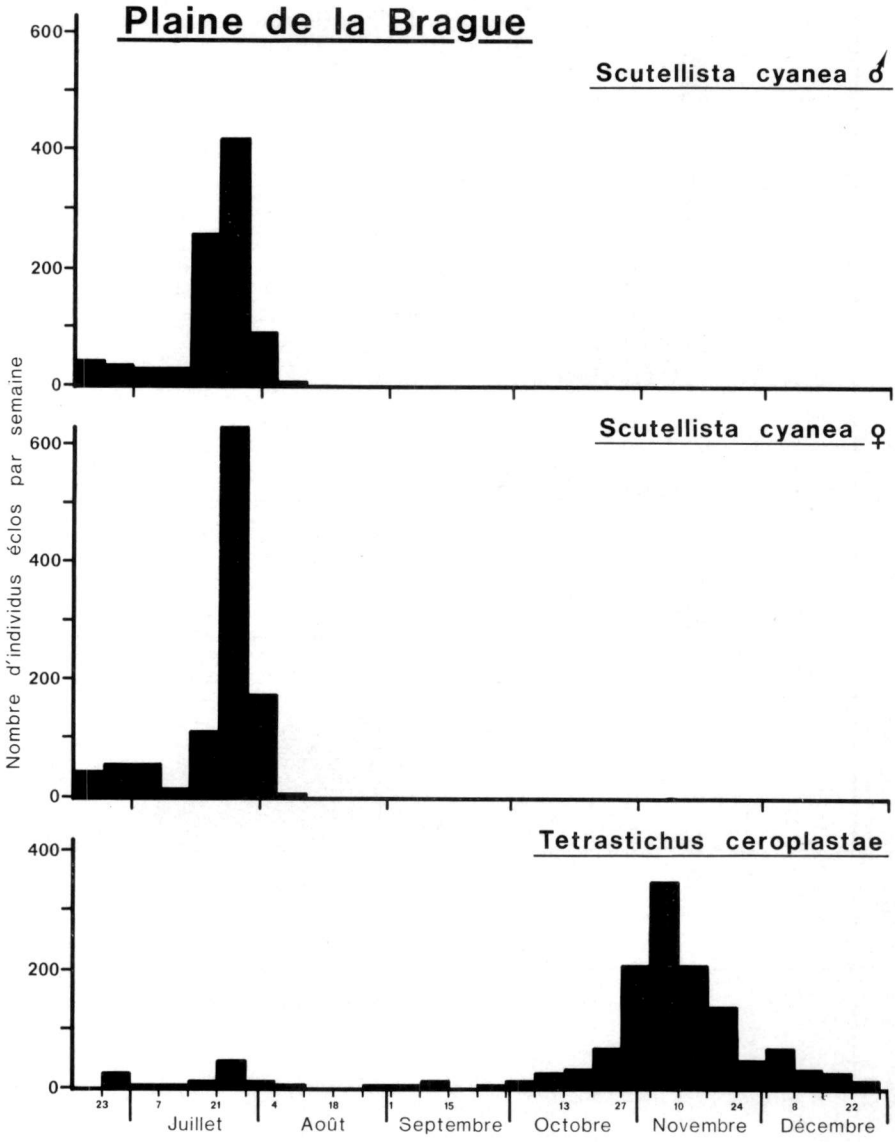

FIG. 8. — *Répartition au cours de l'année 1961 des 2 principaux parasites de* C. rusci *obtenus en éclosoirs à partir des figuiers du bord de mer*

Dans les divers cas précédemment cités, les courbes de récolte des parasites se localisent en cours d'année à des périodes précises. Les adultes de *Scutellista cyanea* (fig. 8) apparaissent en général entre juin et août avec un maximum en juillet.

Par contre, pour *Tetrastichus ceroplastae* (fig. 8) les sorties en éclosoirs possèdent

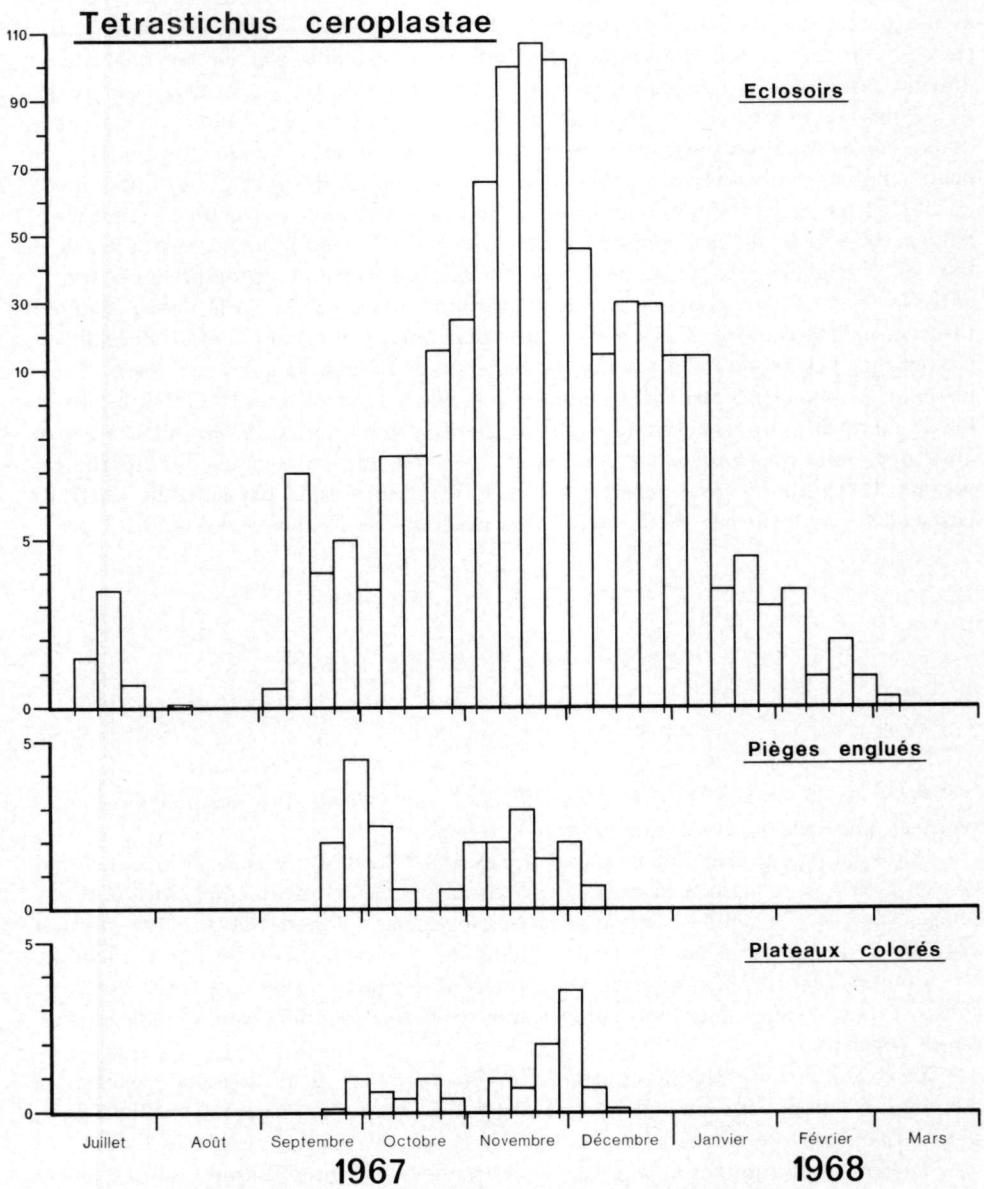

FIG. 9. — *Comparaison des résultats obtenus par 3 méthodes distinctes* (éclosoirs, pièges englués, plateaux colorés) *pour la mise en évidence de la présence de* T. ceroplastae (figuier, bord de mer, 1967-1968)

deux périodes d'inégale importance. La première, plus ou moins abondante se situe au printemps ; elle s'étend selon les annnées du mois d'avril à la mi-août.

La deuxième débute en général un mois plus tard pour se poursuivre sans interruption jusqu'à la fin de l'hiver, les conditions des éclosoirs étant favorables à l'évolution des parasites récoltés à l'automne comme larves mûres ou nymphes. Si, dans une localité donnée, les adultes récoltés en éclosoirs en automne peuvent correspondre à une partie des parasites se manifestant normalement à l'extérieur jusqu'à une période qui resterait à déterminer, les individus recueillis par contre dès janvier doivent préfigurer ce que sera à cette même place, l'éclosion du printemps suivant.

Pour s'en assurer, il fût procédé du 1er janvier 1967 au 1er juillet 1968 dans le deuxième biotope, au piègeage systématique des parasites éclos au moyens de panneaux englués et d'assiettes colorées selon la technique de ROTH et COUTURIER (1966).

Ces deux dernières méthodes ne devaient permettre dans ce cas précis (Biotope 2, Année 1967-1968) de caractériser qu'une sortie de *T. ceroplastae*, alors que les éclosoirs en révélaient 2. Cette sortie débutait entre le 1er et le 8 septembre en éclosoirs, entre le 18 et le 25 septembre à l'extérieur pour se poursuivre d'une façon régulière jusqu'au 18 décembre. Passé cette date plus aucun individu n'était décelable à l'extérieur, tandis qu'en éclosoirs les récoltes se poursuivaient sans discontinuer jusqu'au 8 mars 1968 (fig. 9). Comparativement, à l'extérieur, il fallait attendre la fin de ce mois pour recueillir un individu de *T. ceroplastae*, puis un autre un mois plus tard, enfin un troisième, à la mi-août. Le faible effectif résultait de l'élimination presque totale de *C. rusci* enregistrée dès le printemps 1968 par suite de l'activité particulièrement efficace de *T. ceroplastae* au cours de l'année précédente.

V. — CYCLE ÉVOLUTIF DES PARASITES

T. ceroplastae

Afin de déterminer le cycle évolutif de *T. ceroplastae*, des observations furent réalisées parallèlement sur rameaux et sur feuilles.

Alors qu'il peut être difficile parfois de localiser dans le temps la période de sortie des parasites en se fiant à la présence sur rameaux des trous de sortie des entomophages, car les cochenilles attaquées peuvent persister longtemps sur leur support végétal, il devient aisé par contre d'obtenir des renseignements exacts sur feuilles.

Compte tenu de la migration printanière des jeunes larves, les trous de sortie constatés sur feuilles dénotent une éclosion de parasites intervenue depuis le printemps précédent.

Les observations régulièrement faites en 1966 sur deux figuiers voisins du deuxième biotope, jointes à la dissection de tous les stades-hôtes aptes à être parasités, permettaient de préciser le cycle évolutif de *T. ceroplastae*.

Durant tout l'hiver la population du parasite est représentée par des larves mûres et des nymphes plus ou moins évoluées, en proportions variables selon les échantillons. Au cours du mois de mars, dès la reprise d'évolution, la proportion de nymphes augmente. Les adultes les plus précoces de la génération hivernante se

manifestent courant avril, début mai. Cette sortie printanière de parasites se poursuit le plus souvent jusqu'à la fin de ce mois par suite de l'hétérogénéité des populations hivernantes. Cette sortie est d'ailleurs difficilement décelable en éclosoirs car elle est toujours réduite numériquement du fait de la mortalité naturelle enregistrée chaque année. Elle existe néanmoins comme en témoigne la présence constante de jeunes larves depuis le mois de mai jusqu'à la fin de juin. A l'existence de ces jeunes larves, se juxtapose celle de larves mûres et de nymphes. Il y a donc tout lieu de penser que deux générations se chevauchent à cette époque :

— la génération hivernante, dont les adultes achèvent d'éclore ;

— la génération printanière, dont les premiers adultes se manifesteront en juin.

Or, durant cette période, les larves de *C. rusci* apparaissant en grand nombre n'offrent pas aux parasites les conditions favorables à leur multiplication. Il faut attendre la deuxième quinzaine du mois de juillet pour retrouver de nouveau des jeunes larves de *T. ceroplastae* dans les deuxième stades de *C. rusci* rencontrés indifféremment sur rameaux et sur feuilles de figuier.

Ces larves groupent alors la descendance de 2 types de ponte : celle des adultes issus de la génération printanière et celle des individus les plus attardés de la génération hivernante.

Un mois plus tard, soit à la fin du mois d'août, alors que les populations de parasites comptent encore de l'ordre de 40 p. 100 de jeunes larves, des trous de sortie sont déjà visible sur les cochenilles fixées sur feuilles.

Courant septembre, au niveau de celles-ci, l'accroissement régulier du pourcentage de trous de sortie (il passe de 30 p. 100, le 19 septembre à 60 p. 100, le 17 octobre) doublé chaque fois de la présence d'adultes en train de se dégager de leur hôte et de jeunes larves, dénote l'existence d'une génération complète développée au cours de l'été.

Cette génération estivale est la 2e annuelle. Les adultes qui en sont issus se mêlent aux individus les plus attardés de la génération précédente pour assurer cette sortie continue de parasites enregistrée quotidiennement du début du mois de septembre jusqu'aux premiers jours de décembre. Durant tout ce trimestre, les populations de parasites demeurent hétérogènes, les larves mûres et les nymphes constituant au seuil de l'hiver les stades les plus abondants.

Dans les conditions de la Côte d'Azur *T. ceroplastae* manifesterait ainsi 3 générations successives, une printanière, une estivale, une hivernale. Cependant, compte tenu des données fournies par ROSEN (1970), le cycle théorique de l'espèce comporterait un nombre supérieur de générations. L'une des caractéristiques de l'espèce en est le chevauchement constant des générations amenant à l'extérieur la présence presque continue d'adultes durant 6 mois chaque année, de la fin du printemps jusqu'au début de l'hiver, alors qu'en Israël, où *T. ceroplastae* constitue le parasite dominant de *C. floridensis*, il se récolte toute l'année, en 2 maxima d'éclosions : l'un printanier (avril-mai), l'autre automnal (septembre-octobre). Évoluant aux dépens de *C. rusci*, l'entomophage n'est plus trouvé en mai et juin, sa période d'abondance étant l'hiver et le début du printemps. Ces dernières observations cadrent avec les nôtres, quand on sait que les résultats rapportés par l'auteur sont obtenus en attendant l'éclosion des parasites à partir d'échantillons prélevés en vergers et soustraits de ce fait à l'influence prépondérante des conditions extérieures.

Scutellista cyanea

L'alimentation aux dépens des pontes de *C. rusci* limite la période de multiplication de ce parasite ectophage à celle de la présence sur figuier de ce stade précis de son hôte.

Ainsi, en 1966, sur les arbres déjà mentionnés précédemment, *S. cyanea* s'observe durant tout l'hiver et le début du printemps au stade de jeunes larves adhérant à la face ventrale des femelles de *C. rusci*, le plus souvent au niveau des pattes. A la fin du mois de mai, la ponte de *C. rusci* déjà commencée entraîne parallèlement une reprise brusque de l'alimentation chez les parasites. Ce phénomène se traduit par l'aspect hétérogène des populations de *S. cyanea* rencontrées à la mi-juin où 70 p. 100 des individus dénombrés sont des larves mûres, les 30 p. 100 restant étant constitués par des nymphes diversement développées. Les plus avancées donnent naissance aux premiers adultes de l'espèce, visibles dans la dernière décade de juin. En effet, le 27 juin parmi les parasites dénombrés, 10 p. 100 étaient des adultes en train de forer leur trou ou déjà sortis, 20 p. 100 étaient des nymphes et 70 p. 100 encore des larves âgées. Juillet marque la période de sortie maximale des adultes de *S. cyanea* ; elle coïncide avec les éclosions les plus importantes observées en éclosoirs au cours des derniers jours de juillet et des premiers jours d'août.

De la fin juillet jusqu'au début octobre, des œufs et des jeunes larves se retrouvent en proportions variables à chaque observation. Passé la mi-octobre, les jeunes larves constituent à elles seules le stade hivernant visible jusqu'au printemps suivant.

Ce type d'évolution se retrouve identique tous les ans, non seulement sur cet hôte, mais aussi sur *Saissetia oleae* BERN. se développant dans le même biotope sur *Nerium oleander*. Dans ce cas également, l'éclosion des adultes se produisant chaque année durant tout le mois de juillet, les stades œufs et jeunes larves occupent à partir du début d'août une place croissante dans les populations de parasites. A l'exception de quelques larves âgées retrouvées encore sporadiquement durant l'automne, les jeunes seules représentent le stade hivernant de l'espèce.

VI. — RELATIONS HÔTE-PARASITE : ESSAI D'INTERPRÉTATION

Compte tenu des divers éléments recueillis sur l'évolution de l'hôte et de ses 2 parasites, le résultat de leurs inter-relations a été étudié en suivant régulièrement en cours d'année et pour chaque biotope, les variations du taux de parasitisme. (1).

Or les variations intervenant en cours d'année dans le nombre d'hôtes susceptibles d'être attaqués pouvant avoir une répercussion sensible sur le taux de parasitisme, il a été porté dans chaque cas sur les graphiques représentatifs des divers résultats, les changements intervenus depuis la dernière fois dans l'importance numérique des stades-hôtes.

En outre, la répartition dans le temps des 2 espèces de parasites obtenues en éclosoirs figure également en face des variations du taux de parasitisme observées

(1) Si a = nombre de parasites vivants de tous stades et b = nombre d'hôtes vivants susceptibles d'être parasités, le taux de parasitisme exprimé en p. 100 est $t = \frac{a}{a+b} \times 100$.

TABLEAU 3

*Nombre moyen de parasites en fonction de l'*Exposition *ou de la* Position
(densité en dm^2)

	Exposition						Position			
	Valeur de F		S.	O.	N.	E.	Valeur de F		Haut	Bas
	Théorique (5 p. 100)	Calculée					Théorique (5 p. 100)	Calculée		
					A. tetrastichus					
17 octobre 1961	9,28						10,13	10,396 0*	213,88	74,51
24 novembre 1961	9,28	13,07*	161,42	298,38	40,54	10,98	10,13			
20 mars 1962	9,28	12,147 5*	378,90	186,60	2,96	173,90	10,13			
8 mai 1962	9,28	32,610 8**	611,76	288,64	89,0	163,63	10,13	21,431 6*	330,05	303,31
27 juin 1962	9,28						10,13	10,197 3*	346,78	252,14
					B. scutellista					
10 janvier 1962	9,28						10,13	19,435 4*	67,26	64,44

pour les populations de *C. rusci*, fixées comparativement sur les feuilles et les rameaux de figuier.

Cette étude globale avait été précédée depuis l'automne 1961 jusqu'au début de l'été 1962 de notations plus spéciales en vue de connaître la répartition à l'échelle de l'arbre de *T. ceroplastae* et de *S. cyanea*, compte tenu de l'exposition et de la position de l'échantillon.

C'est ainsi que la tendance des parasites à se grouper en fonction de l'ensoleillement enregistrée dès la fin de l'été 1961, se concrétise pour *T. ceroplastae* à la mi-octobre.

A cette époque (17 octobre) le nombre moyen de parasites de tous stades rencontrés dans le faîte de l'arbre, est avec 213,88 individus/dm², significativement différent de celui, (74,51) compté à la même date dans la partie inférieure du figuier (tabl. 3).

Le mois suivant (24 novembre) les faces sud et ouest de l'arbre présentent un nombre de parasites significativement différent des parties nord et est les moins bien exposées. En général la partie sud recueille le plus grand nombre de parasites, suivie respectivement par les parties ouest, est et nord.

Cette répartition différente due à l'ensoleillement n'est pas aussi nette dans le

TABLEAU 4

Mortalité post-hivernale de T. ceroplastae

Arbre nº 1

	Mars	Avril	Mai
1966		98,0	98,0-99,0*
1967	86,8-92,3	66,0-95,2	94,5-99,0
1968	80,0		

Arbre nº 2

	Mars	Avril	Mai
1966		57-97,0	98,0-32-26
1967	77-90	74-93	97,0-99,0
1968	70		

* Pour un mois déterminé les chiffres successifs exprimés en p. 100 correspondent aux diverses observations réalisées au cours du mois.

cas de *Scutellista cyanea*. Elle n'est confirmée que le 10 janvier 1962, date à laquelle le nombre moyen de jeunes larves dénombrées/dm² dans le haut de l'arbre (67,26) est significativement différent de celui observé dans le bas (64, 44).

Pour chacun des 2 arbres situés dans le 2e biotope, celui du bord de mer, les variations du taux de parasitisme accusent une évolution du même type.

Chaque année au printemps, le taux de parasitisme se révèle faible. Cette particularité tient à la mortalité hivernale ou post-hivernale frappant toutes les années la majorité des adultes de *Tetrastichus* à la veille de l'éclosion (tabl. 4).

C'est ainsi que la mortalité enregistrée au niveau de l'arbre n° 1 était pratiquement totale dès le début d'avril et jusqu'à la fin de juin en 1966 ; elle n'atteignait le même chiffre l'année suivante qu'à la fin de mai, tandis que celui enregistré dès le mois de mars en 1968 laissait craindre une évolution ultérieure du même type de la mortalité.

Pour l'arbre n° 2, la mortalité avoisinait son maximum durant 1 mois, de la mi-avril jusqu'à la mi-mai en 1966 ; elle était du même ordre l'année suivante en mai, tandis qu'en 1968 la mortalité avec 70 p. 100 avoisinait déjà en mars celle notée l'année précédente au cours du même mois.

Passé la période post-hivernale, la présence des adultes de la 1re génération annuelle de *T. ceroplastae*, éclos en mai, jointe à la baisse dans les populations du nombre d'hôtes susceptibles d'être parasités, par suite des premières éclosions de larves mobiles intervenant en juin, entraînent une augmentation apparente du taux de parasitisme.

En effet, après le maximum enregistré à la mi-juillet, le taux de parasitisme retombe à son niveau initial dès la mi-août, date à laquelle les divers stades hôtes possibles de *T. ceroplastae* représentent de nouveau l'ensemble de la population.

Mais ultérieurement, un accroissement régulier du taux de parasitisme se manifeste à l'automne ; il reflète l'éclosion régulière des adultes de *Tetrastichus* intervenant au niveau des populations de *C. rusci* dès la fin de l'été.

La comparaison des figures 10 et 11 donnant l'évolution schématique du taux de parasitisme pour les arbres 1 et 2, montre déjà sur rameaux que le chiffre enregistré à l'automne est supérieur sur l'arbre 2 où l'on a constaté les 2 sorties annuelles de *T. ceroplastae* vis-à-vis de l'arbre 1 où seule l'éclosion automnale du parasite a été décelée.

Un tel phénomène est particulièrement sensible au niveau des feuilles, où, à l'exclusion cependant du chiffre exceptionnel noté le 25 juillet sur l'arbre 2, le taux de parasitisme avoisine 16,5 p. 100 à la mi-septembre sur l'arbre 2, alors qu'à la même date, il ne dépasse pas 5 à 6 p. 100 sur l'arbre 1, les courbes de variations du taux de parasitisme possédant une allure très semblable par ailleurs.

Sur l'arbre 3, (fig. 12) une évolution de même nature est enregistrée pour le taux de parasitisme. Après l'accroissement apparent et momentané du milieu de l'été, sa valeur est minimale à la fin du mois d'août pour les populations fixées indistinctement sur les rameaux et sur les feuilles. Passé cette date, on peut noter au cours des 2 mois suivants une augmentation sensible et continue du taux de parasitisme : il plafonne du début novembre jusqu'à la fin de l'année aux environs de 90 p. 100.

Comme dans le cas des 2 arbres précédents, le niveau du taux de parasitisme observé à cette époque reflète l'abondance de la population de *T. ceroplastae* telle que l'ont révélée les résultats recueillis en éclosoirs.

Dans tous les cas observés, c'est durant la période s'étendant du milieu de l'été à la fin de l'automne que se situe la pleine période de multiplication du parasite.

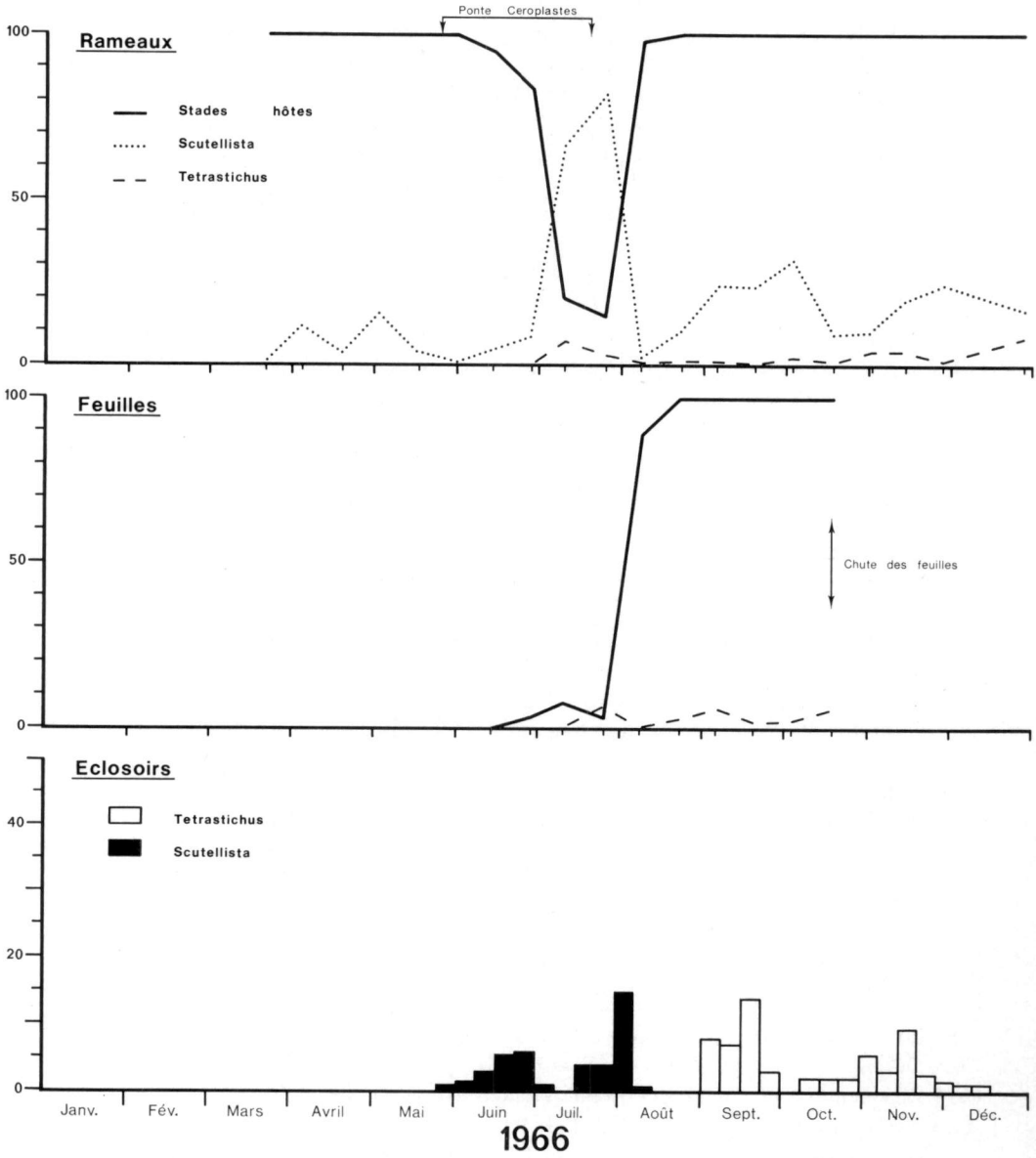

FIG. 10. — *Variation du taux de parasitisme par* S. cyanea *et* T. ceroplastae *des populations de* C. rusci *sur rameaux et sur feuilles de figuier, compte tenu de l'importance des hôtes disponibles et des éclosions successives de parasites*

(arbre 1 ; bord de mer 1966)

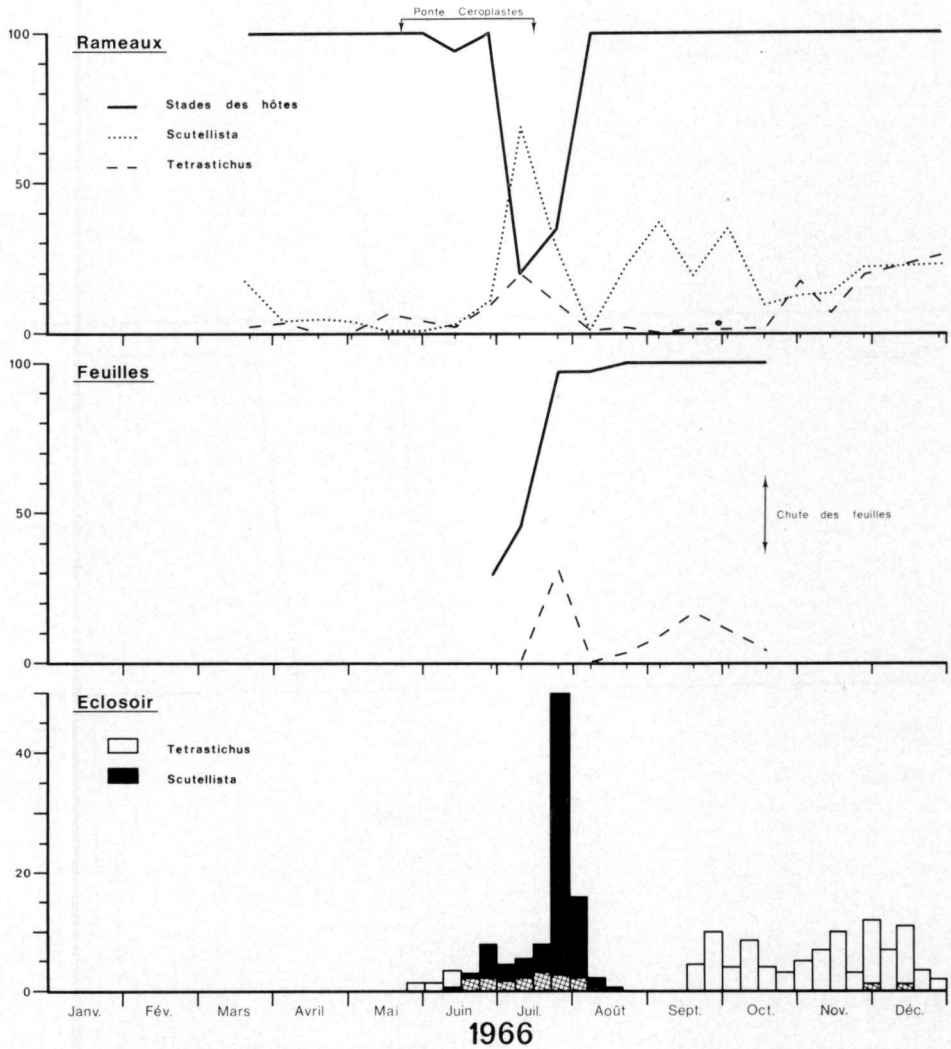

FIG. 11. — *Variation du taux de parasitisme* (en p. 100) *par* S. cyanea *et* T. ceroplastae *des populations de* C. rusci *sur rameaux et sur feuilles de figuier, compte tenu de l'importance des hôtes disponibles et des éclosions successives de parasites*

(arbre 2 ; bord de mer 1966)

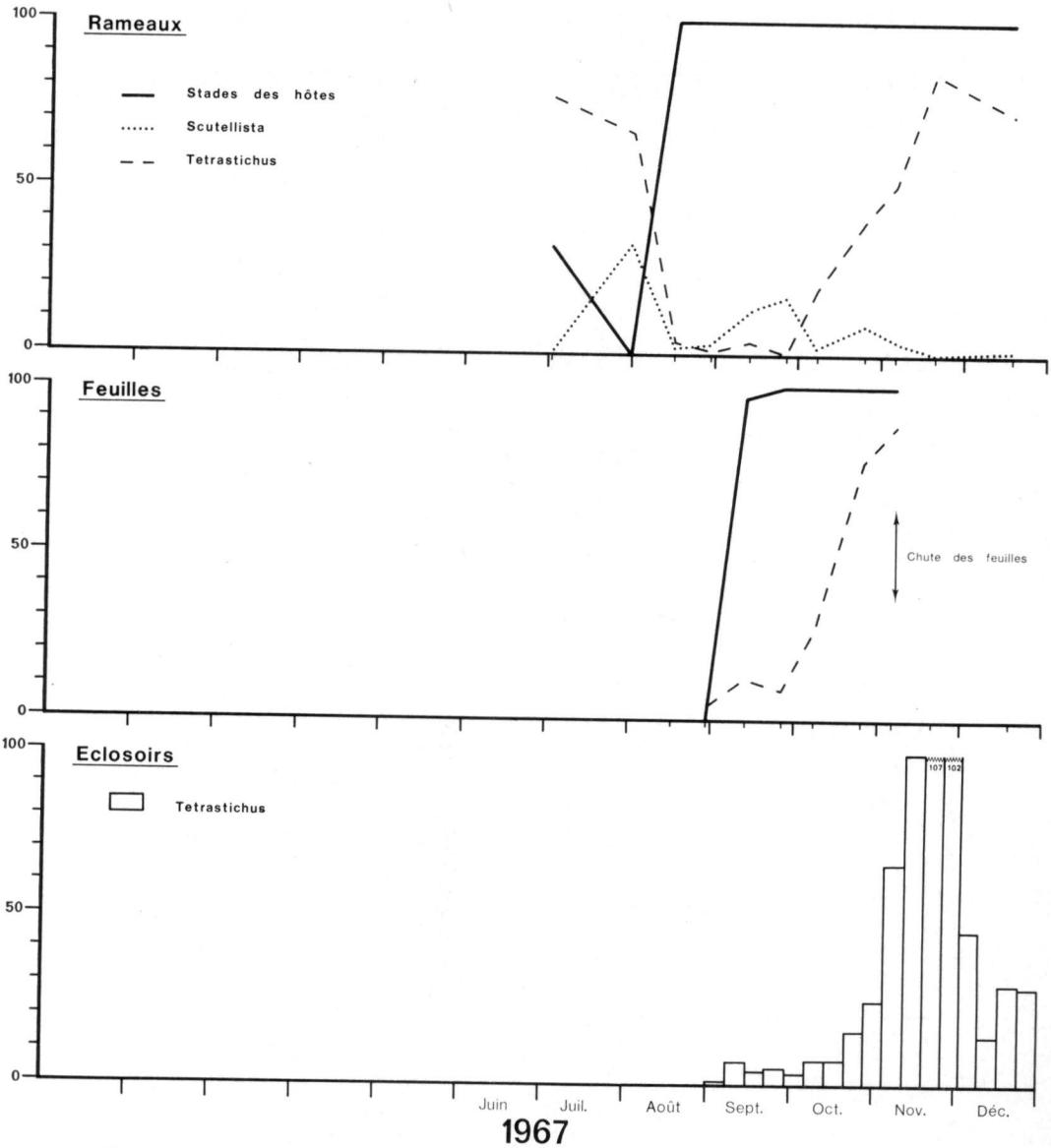

FIG 12. — *Variation du taux de parasitisme* (en p. 100) *par* S. cyanea *et* T. ceroplastae *des populations de* C. rusci *sur rameaux et sur feuilles de figuier, compte tenu de l'importance des hôtes disponibles et des éclosions successives de parasites*

(arbre 3 ; bord de mer 1967)

Elle conduisait dans le cas de l'arbre 3 par exemple à la disparition presque complète de *C. rusci* dès le printemps 1968. Mais la mortalité naturelle enregistrée à cette saison en éliminant la presque totalité des parasites permet à la faible fraction subsistante des populations de *C. rusci* d'être à l'origine des futures infestations, tandis que *T. ceroplastae* de son côté demanderait un certain délai pour retrouver une efficacité suffisante.

Cette dernière est en cours de réalisation sur les arbres 1 et 2 en 1966, car le taux de parasitisme dû à *T. ceroplastae* observé dans chaque cas est encore trop faible pour réduire d'une façon appréciable les populations de *C. rusci* au printemps 1967.

Dans le cas de *S. cyanea*, l'éclosion groupée d'adultes en juillet, jointe à la réduction du nombre d'hôtes possibles par suite de l'éclosion des larves mobiles de *C. rusci* intervenant à cette époque, entraînent une augmentation apparente et momentanée de l'importance du parasitisme des populations visibles essentiellement sur rameaux, car, comparativement elles n'existent qu'à l'état de traces sur feuilles.

Exception faite de ce phénomène, le taux de parasitisme s'accroît au cours de l'été pour évoluer à l'automne entre 20 et 30 p. 100 sur 2 des arbres étudiés, alors qu'il tend à demeurer nul sur le 3e.

Il conserve des valeurs identiques au cours de l'hiver et du printemps suivants, les conditions climatiques hivernales semblant n'entraîner aucune mortalité particulière chez les jeunes larves hivernantes.

Compte tenu de la présence des 2 parasites, un équilibre s'est établi au niveau des arbres 1 et 2 entre *T. ceroplastae* et *S. cyanea*. Tous deux cohabitent sur les populations de *C. rusci*, mais à des niveaux différents.

Sur l'arbre 1, en 1967, l'importance du parasite ectophage l'emporte toute l'année sur celle de *T. ceroplastae* dont les populations déjà très réduites à l'automne seront éliminées au cours de l'hiver, tandis que celles de *S. cyanea* se maintiendront jusqu'à l'été suivant.

Un phénomène identique se produit sur l'arbre 2 au cours du 1er semestre 1968. Il conduit ici encore à la disparition de *T. ceroplastae*, malgré l'accroissement tardif enregistré à l'automne des populations de l'endophage le hissant au même niveau que celles de *S. cyanea*.

Par contre, dans le cas de l'arbre 3, l'équilibre observé antérieurement est rompu en faveur de *T. ceroplastae* qui élimine progressivement *S. cyanea* dont l'importance décroît régulièrement de la fin de juillet jusqu'aux derniers jours de novembre.

CONCLUSION

Des 2 types de facteurs susceptibles d'intervenir dans la dynamique des populations de *C. rusci*, la plante-hôte et les ennemis naturels, il apparaît, d'après l'ensemble des observations réalisées à ce jour, que le second joue un rôle déterminant.

En effet, si la chute des feuilles intervient chaque année à l'automne, c'est à une date où les cochenilles ont effectué dans leur majorité leur migration annuelle sur rameaux. La répercussion de ce phénomène sur l'élimination de *C. rusci* est, de ce fait, toujours limitée.

Par contre, des 2 espèces d'entomophages les plus fréquemment rencontrées *S. cyanea* et *T. ceroplastae*, la seconde possède une action prépondérante comme frein à l'accroissement continu des populations de *C. rusci*.

Capable d'atteindre en fin de saison un haut niveau de population du fait d'une multiplication s'étendant sur 4 à 5 mois environ, l'efficacité de *T. ceroplastae* serait complète si la mortalité hivernale ou post-hivernale constatée chaque année n'intervenait pour réduire à un niveau très bas les populations du parasite.

Sur des colonies de *C. rusci* fortement parasitées à l'automne, comme c'est le cas pour l'arbre 3 en 1967, ce phénomène entraîne une réduction parallèle des 2 antagonistes ; il en résulte au printemps suivant l'élimination quasi complète de *C. rusci*. Dans la faible fraction subsistante les quelques individus qui pondent sont à l'origine de la nouvelle infestation qui, en l'absence de parasites, ira en s'accroissant pour devenir sensible l'année suivante à la même époque.

Sur des colonies de *C. rusci* peu parasitées à l'automne, comme c'était le cas pour les arbres 1 et 2 en 1967, la destruction hivernale de *T. ceroplastae* n'a qu'une incidence réduite sur le devenir des populations de *C. rusci*. Elles continuent de s'accroître tandis que la multiplication des quelques parasites survivants s'organise avec retard et l'élimination complète de *C. rusci* n'a lieu que l'année suivante.

Comparativement *S. cyanae*, qui se maintient d'une année à l'autre à un niveau identique, n'a qu'un rôle secondaire dans la limitation des populations de *C. rusci*.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

THE ECOLOGY OF *CEROPLASTES RUSCI* L. (*HOMOPTERA, LECANOIDAE*) IN THE ALPES MARITIMES

The evolution of *C. rusci* L. and of its two main parasites has been studied on ficus trees in two particular places of Alpes Maritimes.

Each year, the Coccid has only one generation. It is distinguished in the autumn by migration to the branches of the last larval stages and adults. At this time, the fall of the leaf is a minor factor of mortality.

Among parasites of which presence is shown by several methods, *T. ceroplastae* GIR. has a determining action on the populations dynamic of *C. rusci*. It has three annual generations, but each year the natural mortality striking the nymphs of *T. ceroplastae* during winter or in the early spring reduces its efficiency. Every three years, it is complete from a pratical point of view.

Each year, in comparison, the action of *Scutellista cyanea* MOTSCH. an always present species, remains very limited.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMITAI S., 1969. Morphological identifications of the stages of the Florida wax scale *Ceroplastes floridensis* COMST. *Israel J. Ent.*, **4**, 89-94.

AVIDOV Z., 1970. Biology of Natural Enemies of *Citrus* Scale Insects and the Development of Methods for their Mass Production, 132-139. *The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot.*

BALACHOWSKY A. S., 1929. Contribution à l'étude des Coccides de France (première note). Faune des îles d'Hyères. *Bull. Soc. ent. France*, **34**, 311.

BALACHOWSKY A. S., MESNIL L. P., 1935. *Les Insectes nuisibles aux plantes cultivées*, **1**, 596-599, Paris.

BATANICA J., COLIC M., 1954. An outbreak of the Coccid in Herzegovina. *Plant. Prot.*, **22**, 18-23 in RAE A., 43, 393.

BÉNASSY C., BILIOTTI E., 1963. *Ceroplastes rusci* L. (*Homoptera, Coccoidea, Lecaninae*) exemple intéressant pour l'étude de la dynamique des populations. *Entomophaga*, **8**, 213-217.

BEN DOV Y., 1970 *a*. Laboratory rearing of wax scales. *J. econ. Ent.*, **63**, 1998-1999.

BEN DOV Y., 1970 *b*. In AVIDOV Z. Biology of Natural Enemies of *Citrus* scale Insect and the Development of Methods for their Mass Production, 177-217. *The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot.*

BODENHEIMER F. S., 1935. The Florida wax scale (*Ceroplastes floridensis* COMST.) in Palestine. *Hadar* **8**, 187-191, 195.

BODKIN G. E., 1927. The fig wax scale (*Ceroplastes rusci* L.) in Palestine. *Bull. Entomol. Res.*, **17**, 259-263.

CARMIN J., SCHEINKIN D., 1931. The fauna of Palestinian Plants : *Ficus sycomorus* L. *Bull.. Soc. Ent. Egypte*, **15**, 164-187.

DOMENICHINI G., 1965. I Tetrastichini (*Hymenoptera, Eulophidae*) paleartici ed i loro ospiti. *Boll. Zool. Agr. Bachic.*, **2**, 61-205.

FREDIANI D., 1960. Il *Ceroplastes sinensis* DEL GUERC. vivente su *Pirus communis* L. nella Toscana litoranea. *Ann. Fac. agr. Pisa.*, **21**, 89-35.

KHASAWINAH A. M. A., TALHOUK A. S., 1964. The fig wax scale, *Ceroplastes rusci* L.. *Z. ang. Ent.*, **53**, 113-131.

MONASTERO S., ZAAMI V., 1960. The coccids of *Citrus* in Sicily (*Ceroplastes sinensis* DG., *Pseudococcus citri* R., *Icerya purchasi* M.). *Boll. Ist. Ent. agr. Palermo*, **3**, 1-82.

PRIORE R., 1964. Reperti sugli stadi di ibernamento dei coccidi più diffusi e dannosi alle piante in particolare ai fruittiferi in Campania. *Boll. Lab. Ent. Agr. Portici*, **22**, 131-178.

ROSEN D., 1962. An annoted list of Hymenopterous parasites of *Citrus* soft Scales in Israel. *Entomophaga*, **7**, 349-357.

ROSEN D., 1967. The Hymenopterous parasites of soft scales on *Citrus* in Israel. *Beitr. ent.*, **17**, 251-279.

ROSEN D., 1969. The parasites of Coccids, Aphids and Aleyrodids on *Citrus* in Israel : some zoogeographical considerations. *Israel J. Ent.*, **4**, 45-53.

ROSEN D., 1970. In AVIDOV Z. Biology of Natural enemies of *Citrus* Scales Insects and the Development of Methods for their Mass Production, 172-177. *The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot.*

ROTH M., COUTURIER G., 1966. Les plateaux colorés en écologie entomologique. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (NS), **11**, 361-370.

SILVESTRI F., 1929. Il Ceroplastes (o cocciniglia) del Fico. *Circ. R. Lab. Ent. Agrar. Portici*, **3**, 11 p.

SILVESTRI F., MARTELLI G., 1908. La Cocciniglia del Fico (*Ceroplastes rusci* L.). *Boll. Lab. Zool. Agri. Portici*, **2**, 297-358.

SMITH H. S., COMPERE H., 1928. A preliminary report on the Insect parasites of the Black scale *Saissetia oleae* BERNARD. *Univ. Calif. Public. Ent.*, **4**, 231-334.

YASUMATSU K., 1956. A revised list of the known Hymenopterous parasites of the scales of the genus *Ceroplastes*. *Boll. Lab. Zool. Agr. Portici.*, **33**, 708-717.

ZOATTI 1920. La Cocciniglia o pidocchio del fico. *Riv. Agric. Parma*, **44**, 549.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 41-51.

INDUCTION ALIMENTAIRE DE LA DORMANCE IMAGINALE CHEZ *SEMIADALIA UNDECIMNOTATA* SCHN. (*COLEOP. COCCINELLIDAE*) POUR AIDER A LA CONSERVATION DES COCCINELLES ÉLEVÉES AU LABORATOIRE AVANT UNE UTILISATION ULTÉRIEURE

G. IPERTI et I. HODEK

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
06602 Antibes

Académie tchécoslovaque des Sciences,
Institut d'Entomologie,
Prague (Tchécoslovaquie)

RÉSUMÉ

Au cours de ce travail on a cherché à définir les conditions alimentaires pouvant permettre d'induire chez les adultes de *S. undecimnotata* un état physiologique analogue à la dormance naturelle, favorable à une conservation durable au froid, période durant laquelle la mortalité se manifeste à un faible niveau. On atteint la plus grande accumulation de réserves lorsque les coccinelles ne reçoivent une alimentation à base de pucerons que pendant 2 jours immédiatement après leur éclosion. Si ultérieurement on les nourrit avec de l'*agar miellé*, la regression des ovaires s'effectue entre le 3e et le 5e jour.

En conclusion, il importe de fournir aux jeunes coccinelles d'abord une alimentation aphidienne durant 2 jours puis une nourriture d'*agar miellé* pendant 5 jours pour obtenir par la suite une meilleure survie des adultes conservés au froid à 5-8°C.

INTRODUCTION

Dans les interventions de lutte biologique ou intégrée on doit procéder à de nombreux lâchers. La récolte de coccinelles dans les rassemblements d'estivo-hibernation s'avère souvent insuffisante pour permettre d'appliquer scrupuleusement une telle méthode. Aussi, faut-il nécessairement produire au laboratoire la quantité d'auxiliaires désirée.

La multiplication de prédateurs aphidiphages s'avère très exigeante en main-d'œuvre et en installation climatisée. Pour procéder à une application relativement importante, une production échelonnée d'insectes utiles et leur stockage dans des conditions physiologiques appropriées à une survie convenable, seraient particulièrement souhaitables.

Dans la nature, les coccinelles demeurent en repos pendant 8 à 9 mois de l'année sans absorber aucune nourriture. A l'exception d'une mortalité due aux attaques de parasites et de maladies, leur taux de survie reste assez élevé, malgré les températures ambiantes relativement fortes qui règnent pendant le premier trimestre de leur dormance (de juillet à septembre).

Alors, tout naturellement, vient à l'esprit l'idée d'installer artificiellement, chez les coccinelles femelles, un état physiologique analogue, susceptible d'entraîner la survie prolongée d'une quantité suffisante d'entre elles. Chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN., on n'a pas encore réussi à induire une dormance par le choix d'une photopériode convenable (HODEK, 1973, IPERTI, 1966). Or dans la nature, cette dormance s'installe en été, à une époque de l'année où les proies aphidiennes se raréfient rapidement et où les prédateurs manifestent des besoins accrus, donc à un moment où leur régime nutritif se transforme et passe progressivement d'une alimentation essentielle (à base de pucerons) à une alimentation de remplacement (à base de pollen, de nectar, etc.). Aussi a-t-on tenté de déclencher un arrêt de développement imaginal en associant au laboratoire ces deux nourritures.

Les premières expériences réalisées aidèrent à trouver la combinaison nutritive la plus favorable à l'obtention d'une régression ovarienne et à l'accumulation de réserves, aussi voisines que possible, de celles observées chez les individus au repos récoltés dans la nature. Les autres expériences s'appliquèrent à préciser ces conditions favorables par l'emploi du critère de la survie des adultes placés au froid (5 à 8°C).

MÉTHODES

Dans les expérimentations réalisées, on utilise la descendance (F_1) des coccinelles récoltées sur les lieux d'estivo-hibernation. On élève les larves en groupe avec une nourriture naturelle de *Myzus persicae* (SULZ.) dans une enceinte climatisée à 25°C et 60-70 p. 100 HR.

A la fin du stade nymphal, les adultes fraîchement éclos sont immédiatement placés : soit à 20°C, 70-80 p. 100 HR, soit à 30°C, 60-70 p. 100 HR avec une durée d'éclairement de 18 h par jour, et nourris pendant un temps variable d'abord avec des pucerons (*M. persicae*) puis avec de l'*agar miellé* (50 p. 100 d'agar, 50 p. 100 de miel) en présence d'eau. On adopte cette succession de nourritures comme un ordre nécessaire à la régression ovarienne. Dans la majorité des cas on élève les adultes par couples ; quelquefois on a groupé les individus, mais les résultats obtenus dans ces conditions ne sont encore que partiels et justifient une étude ultérieure.

Au cours des deux premières expériences on étudie l'état physiologique des femelles par des dissections échelonnées dans le temps. La quantité des réserves notée et le degré de régression ovarienne observé s'expriment par les indices suivants.

Indices du degré de régression ovarienne	*Indices de la quantité de réserves*
0 = pas d'ovocytes,	0 = pas ou très peu,
1 = ovocytes très petits,	1 = peu,
2 = ovocytes moyens,	2 = moyen,
3 = ovocytes mûrs.	3 = beaucoup.

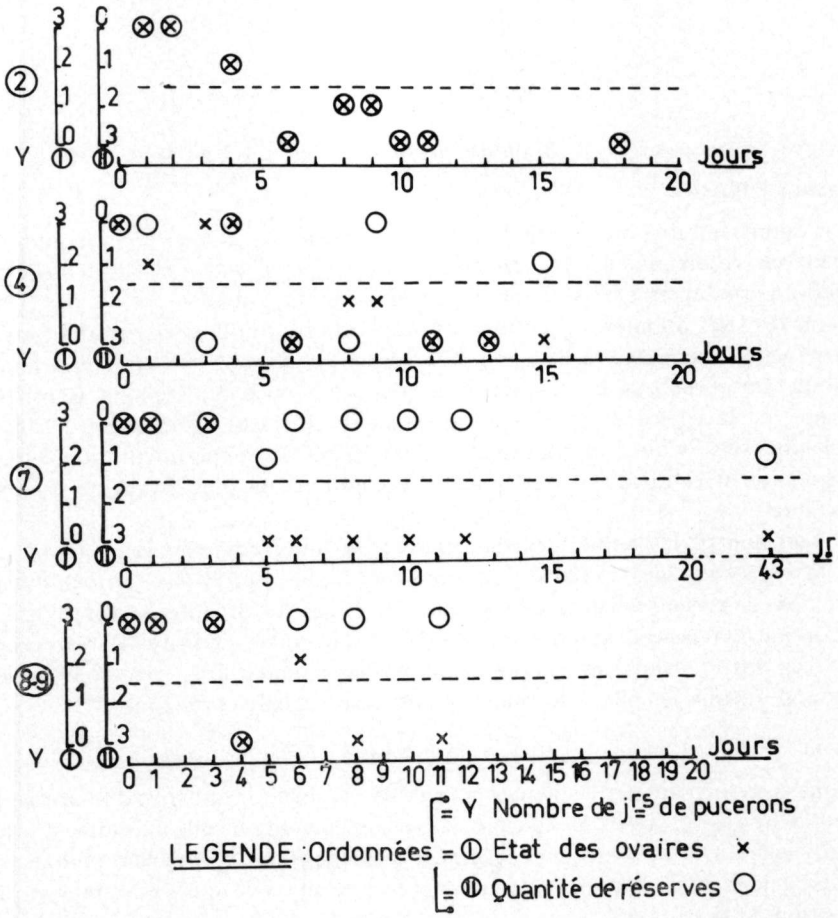

FIG. 1. — *Évolution de l'état physiologique* (régression des ovaires et accumulation des réserves) *des femelles de* S. undecimnotata *maintenues sur une nourriture d'*agar miellé *après un séjour préalable sur une alimentation aphidienne de durée variable* (de 2, 4, 7 et 8 ou 9 jours) *et sans passage au froid*

En abscisse : temps de passage (en jours) sur une nourriture d'*agar miellé.*

En ordonnée :
- indices de régression des ovaires :
  - 3 = ovocytes murs
  - 2 = ovocytes moyens
  - 1 = ovocytes petits
  - 0 = pas d'ovocyte.
- indices d'accumulation des réserves :
  - 0 = pas ou très peu de réserve
  - 1 = peu de réserves
  - 2 = moyennement de réserves
  - 3 = beaucoup de réserves.

Durant les autres expériences on note le caractère favorable des conditions utilisées par l'emploi des moyennes (1) et des médianes (2) de la période de survie des adultes placés au froid (5 à 8°C). On contrôle la mortalité des lots expérimentaux tous les 10 jours.

RÉSULTATS

Résultats des dissections

Expérience 1 (fig. 1).

Les jeunes adultes de coccinelles nourris pendant 2, 4, 7 et 8 ou 9 jours avec des pucerons reçoivent ensuite une alimentation d'*agar miellé* et des femelles sont disséquées périodiquement pendant les 2 semaines suivantes.

Dans les trois premières combinaisons alimentaires (où l'on fournit des pucerons aux coccinelles pendant 2, 4 et 7 jours) la *régression des ovaires* commence le 5e ou le 6e jour ; on observe alors des ovocytes très petits ou complètement résorbés, de sorte que les ovarioles se réduisent simplement aux seuls germariums. Cet état physiologique des ovaires se maintient jusqu'à la fin de l'expérimentation. On note une régression irrégulière dans la quatrième combinaison alimentaire (8 à 9 jours de pucerons).

Si l'on nourrit les jeunes coccinelles avec des pucerons pendant 2 jours seulement, la régression des ovaires s'accompagne d'une *importante accumulation de réserves dans le corps gras* de tous les individus. Chez les prédateurs approvisionnés durant 4 jours avec des aphides on n'observe une forte quantité de réserves que dans 2 cas sur 5. Dans les autres combinaisons alimentaires (pucerons pendant 7 à 9 jours) aucune femelle n'accumule de réserves dans le corps gras.

Expérience 2 (fig. 2).

Dans cette expérience, les jeunes adultes de coccinelles sont tout d'abord nourris pendant 2 à 9 jours avec des pucerons, puis reçoivent ensuite durant 0 à 6 jours de l'*agar miellé*. On les dissèque soit immédiatement après la fin de leur période d'alimentation sur la diète de remplacement, soit le plus souvent après un temps variable d'exposition au froid (5-8°C).

On ne peut établir aucune relation entre la durée de conservation des femelles au froid et la quantité de réserves accumulées. Même après un maintien prolongé au froid de 2 mois, les coccinelles conservent une quantité maximale de réserves caractérisée par l'indice 3. Cela explique la raison pour laquelle on groupe les résultats obtenus selon la durée de maintien des adultes sur les deux nourritures.

État physiologique des ovaires. — En général la régression des ovaires s'opère un peu plus rapidement que dans l'*expérience 1*, sans doute, à cause d'une température légèrement supérieure. Déjà, après *trois jours* d'élevage sur *agar miellé*, on observe une résorption complète des ovocytes chez toutes les femelles nourries préalablement pendant 2 jours avec des pucerons et chez la plupart de celles alimentées primitivement durant 5 jours avec des aphides, alors que dans la première expérience les coccinelles montraient encore, à ce moment-là, des ovaires en pleine

(1) Moyenne arithmétique de n nombres = somme de ces nombres divisés par n.
(2) Médiane, terme qui dans une série établie par ordre de grandeur occupe la position centrale.

activité. Dans les expérimentations entreprises ici, après *0 à 2 jours* de maintien sur *agar miellé* une certaine proportion de femelles présentent encore une activité ovarienne. Au contraire un passage sur *agar miellé* d'une durée *supérieure à 4 jours*

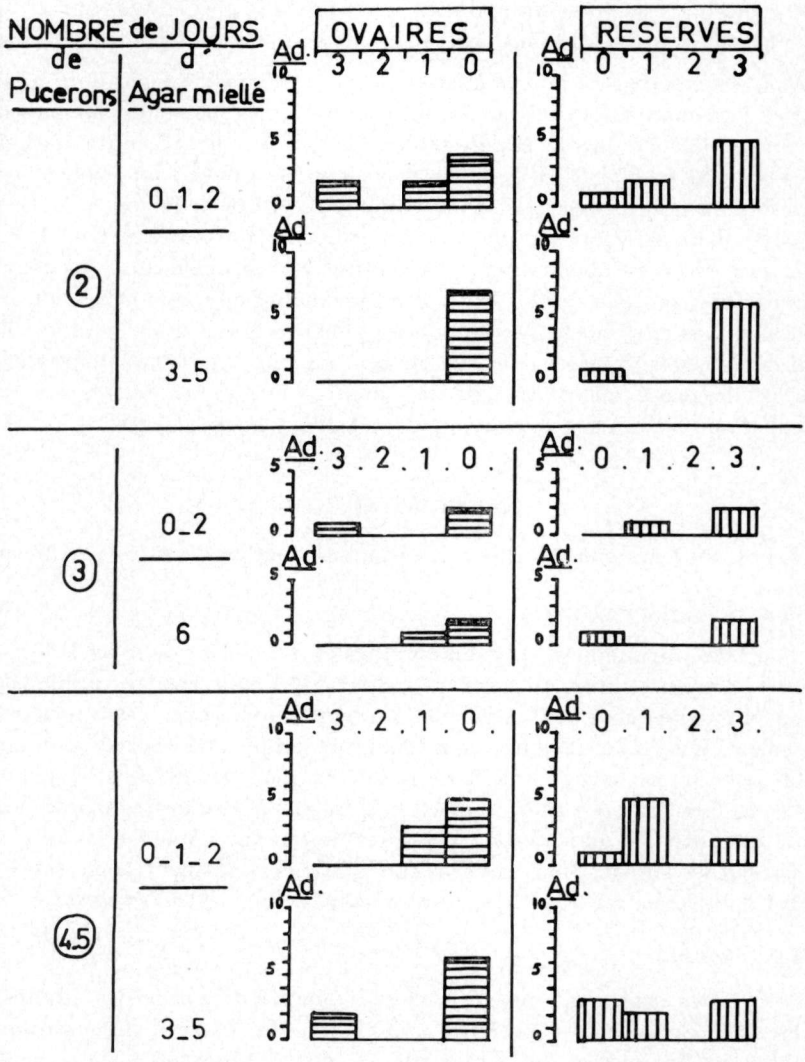

FIG. 2. — *État physiologique* (régression des ovaires et accumulation des réserves) *des femelles de* S. undecimnotata *maintenues sur une nourriture d'*agar miellé *pendant une période limitée* (0 à 6 jours) *après une alimentation aphidienne préalable de durée variable* (2, 3, 4 et 5 jours) *suivie parfois d'un passage au froid à 5-8°C*
Les indices de régression des ovaires et d'accumulation des réserves sont les mêmes que ceux utilisés pour la figure 1.

provoque une régression ovarienne complète, en plein accord avec les résultats enregistrés au cours de la première expérience.

Accumulation des réserves dans le corps gras. — La prolongation de la période d'alimentation aphidienne nuit manifestement à l'accumulation des réserves dans

le corps gras. Chez des femelles approvisionnées en pucerons pendant 2 jours une seule sur 17 ne présente aucune réserve, alors qu'après 4 ou 5 jours de nutrition aphidienne 5 femelles sur 8 offrent le même état. On ne peut observer une situation aussi bien marquée qu'après un maintien assez prolongé des adultes sur *agar miellé* (de 3 à 6 jours), car un temps plus court (0 à 2 jours) donne un résultat intermédiaire.

En résumé, les expériences dans lesquelles on fait varier la durée des formules nutritives prodiguées aux coccinelles, d'abord alimentées avec des pucerons puis ensuite avec de l'*agar miellé* prouvent manifestement, malgré le nombre limité des individus observés, qu'une prolongation de la première période produit un effet défavorable sur l'accumulation des réserves dans le corps gras. Après deux (ou éventuellement trois) jours d'alimentation sur pucerons, pratiquement toutes les femelles emmagasinent des réserves abondantes et quantitativement suffisantes pendant leur passage ultérieur sur *agar miellé*. Par contre, une nourriture aphidienne d'une durée de 5 jours ou plus empêche le développement du corps gras. Enfin, si on les alimente pendant 4 jours avec pucerons, elles manifestent un état physiologique intermédiaire.

Durant la phase nutritive suivante, sur *agar miellé*, les ovaires des femelles régressent d'une façon relativement rapide entre le 3^{e} et le 5^{e} jour.

Survie des adultes

Obtenus avec des couples isolés, les résultats sont représentés par la figure 3.

Pas du tout (0 jour) *de pucerons.*

Si l'on place directement de jeunes adultes en présence d'*agar miellé* et à 30°C, leur survie ultérieure, après passage au froid à 5-8°C, s'avère très faible. Elle est beaucoup plus faible chez ceux alimentés pendant 7 jours avec cette nourriture de remplacement (moyenne 49 jours et médiane 55 jours) que chez ceux maintenus durant 4 jours sur le même aliment (moyenne 84 jours et médiane 87 jours). Des coccinelles élevées durant 7 jours à 20°C sur *agar miellé* et d'autres placées pendant 4 jours à 30°C sur une alimentation identique présentent la même survie (tabl. 1).

Les résultats obtenus dans ces expérimentations confirment la nécessité d'une nourriture aphidienne au début de la vie imaginale de *S. undecimnotata*.

1 jour avec pucerons.

On enregistre également un effet néfaste, quant à la survie des adultes, dont le passage sur *agar miellé* est prolongé après 1 jour préalable d'alimentation aphidienne. Mais ici, les indices de la moyenne de survie, observés à 5-8°C. (moyenne 124 jours, médiane 103 jours), approchent beaucoup ceux notés chez de jeunes coccinelles nourries d'abord pendant 2 jours avec des pucerons (à l'exception du cas où, placées pendant 6 jours sur *agar miellé*, elles présentent une mortalité plus rapide, moyenne 93 jours, médiane 82 jours).

2 jours avec pucerons.

Les maximums d'indices des moyennes (128-135 jours) et des médianes (122-130 jours) sont atteints chez les coccinelles alimentées pendant 2 jours avec des pucerons puis durant 5 jours avec de l'*agar miellé*.

3 jours avec pucerons.

Lorsqu'on place les adultes pendant 3 jours avec des pucerons on obtient des moyennes plus faibles (104-114 jours) que précédemment (2 jours de pucerons) mais des médianes sensiblement identiques (122-127 jours).

4 jours avec pucerons.

Si l'on transfère directement les coccinelles au froid à 5°C, après un maintien de 4 jours sur une alimentation exclusivement aphidienne, on enregistre une faible survie (moyenne 93 jours et médiane 83 jours), identique à celle notée chez les individus nourris uniquement avec de l'*agar miellé*.

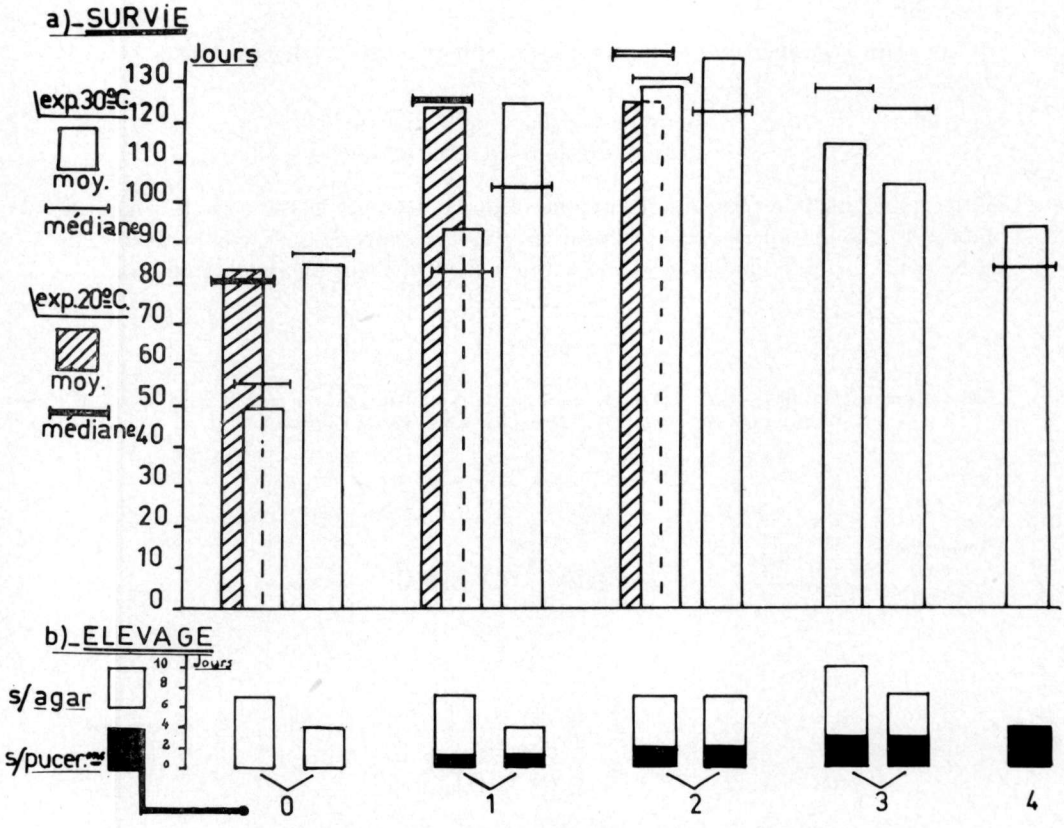

FIG. 3. — *Survie des femelles de* S. undecimnotata *placées au froid à 5 à 8°C après avoir été soumises à différentes combinaisons alimentaires : nourriture naturelle* (pucerons) *et nourriture de remplacement* (agar miellé)

a) *La survie :*
En abscisse : Type d'alimentation donnée aux jeunes adultes (expliqué ci-dessous par la légende du graphique *b*).
En ordonnée : Moyennes (hauteur des colonnes) / Médianes (traits transversaux) } de la survie au froid
colonnes hachurées (maintien des adultes à 20°C)
colonnes blanches (maintien des adultes à 30°C)

b) *L'élevage :* colonnes noires (nombre de jours d'alimentation sur *pucerons*) ;
colonnes blanches (nombre de jours d'alimentation à l'*agar miellé*).

En résumé, les expériences réalisées amènent plusieurs résultats intéressants : (tabl. 1)

1° On obtient une survie imaginale optimale lorsqu'on fournit aux jeunes coccinelles la combinaison alimentaire suivante : 2 jours de nutrition aphidienne, suivis de 5 jours de diète avec de l'*agar miellé*.

2° Quand l'alimentation aphidienne manque ou ne dépasse pas 1 jour, le maintien prolongé des adultes sur *agar miellé*, au-delà de 3 ou 4 jours, s'avère néfaste à leur survie ultérieure.

3° L'alimentation exclusive de jeunes femelles avec des pucerons n'entraîne pas, surtout chez celles soumises à une longue photopériode, d'inactivité des ovaires ; cette dernière raison empêche l'accumulation d'une quantité de réserves suffisante à leur survie.

4° Dans certaines limites de temps, le rapport entre les deux périodes alimentaires :

$$\frac{\text{nombre de jours de pucerons}}{\text{nombre de jours d'}\textit{agar miellé}}$$

semble jouer un rôle plus important que la durée absolue de ces périodes. Ainsi le binôme 1/3 donne un résultat analogue à celui enregistré avec la combinaison 2/5. De la même façon le binôme 3/7 s'avère légèrement meilleur que la combinaison 3/4.

TABLEAU I

Comparaison de la survie chez les femelles de Semiadalia undecimnotata *placées au froid* (5-8°C) *et soumises au préalable à différentes combinaisons alimentaires*

Température (°C)	Combinaison alimentaire		Survie au froid (nombre de jours)		
	sur pucerons (nombre jours)	sur *agar miellé* (nombre jours)	moyennes	médianes	maximum
20	0	7	82,5	81	152
	1	6	122,9	124	163
	2	5	124,1	136	198
30	0	4	83,9	87	158
	0	7	49,0	55	140
	1	3	123,7	103	355
	1	6	92,8	82	197
	2	5	135,1	122	230
	2	5	127,5	130	195
	3	5	104,3	122	170
	3	7	113,8	127	228
	4	0	92,6	83	355

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les jeunes coccinelles issues de nymphes furent successivement alimentées avec deux diètes différentes : d'abord une nourriture naturelle constituée par des pucerons, puis une autre de remplacement à base d'*agar miellé*.

Au cours des premières expériences réalisées on s'est attaché à suivre les transformations enregistrées au niveau des ovaires et du corps gras par des dissections.

Dans la série d'expériences suivantes on a choisi la survie des coccinelles à 5°C pour savoir quel régime alimentaire prodigué se révèle le plus favorable. Si l'on compare entre eux les indices moyens de survie (la survie moyenne et la médiane de la survie) (fig. 3) on constate que les résultats enregistrés s'accordent parfaitement avec ceux obtenus au cours des dissections. Si l'on classe les indices moyens de survie par rapport au nombre de jours croissants de nutrition aphidienne une conclusion semble s'imposer : *une augmentation de 0 à 2 jours de la durée d'alimentation aphidienne accroît considérablement le taux de survie des adultes placés à 5°C ; alors qu'un allongement supplémentaire, de 2 à 4 jours, de cette période nutritive, réduit sensiblement leur longévité au froid.*

Il s'avère malaisé d'établir une relation entre la survie des prédateurs mis à 5°C et la durée de leur alimentation sur *agar miellé*. Dans le cas où l'on fournit aux coccinelles des pucerons pendant 0 à 1 jour, une réduction de trois jours de la période nutritive ultérieure sur l'*agar miellé* semble plutôt favorable (réduction de 6 à 3 jours ou de 7 à 4 jours). Au contraire, chez des adultes alimentés exclusivement avec des pucerons pendant 4 jours, l'abandon de toute nourriture de remplacement se révèle, bien sûr, défavorable. Un abaissement de 30° à 20°C des conditions thermiques auxquelles on soumet les individus constitue un facteur assez favorable particulièrement dans les cas où l'on ramène la période de nutrition aphidienne en-dessous du seuil optimum (fig. 3 colonne hachurée).

En-dehors de leur importance pratique évidente, capable de favoriser une utilisation plus efficace des coccinelles dans le domaine de la lutte biologique, les résultats obtenus offrent un intérêt fondamental évident. Ils aident à comprendre le mécanisme du déclenchement et de l'installation de la dormance chez les coccinelles en général et chez *S. undecimnotata* en particulier. Ils montrent que le facteur alimentaire, considéré comme le stimulus inducteur essentiel chez les espèces du genre *Hippodamia* (HAGEN, 1962) peut jouer un rôle important dans l'installation de la dormance chez *S. undecimnotata*, qui appartient d'ailleurs à la même tribu des *Hippodamiini*.

Les résultats enregistrés sembleraient indiquer que la séquence d'un régime alimentaire imaginal combiné, (analogue à celui utilisé dans les expérimentations effectuées), s'avère une condition indispensable pour préparer de façon satisfaisante l'installation de la dormance.

Cependant dans la nature, un tel changement de nourriture chez *S. undecimnotata* n'est pas forcément dû à une insuffisance de pucerons comme HAGEN (1962) le présume chez *Hippodamia convergens* GUER. A l'époque de la migration vers les quartiers d'estivo-hibernation, les proies aphidiennes de *S. undecimnotata* se trouvent toujours en abondance sur leurs biotopes d'activité (ROLLEY, 1972). L'appréciation

du rôle des différents facteurs mis en cause dans l'installation de la dormance au sein des populations naturelles de *S. undecimnotata* pose un difficile problème à résoudre. Il n'est pas abordé ici, mais dans un autre travail (ROLLEY, IPERTI, HODEK, 1974) dont les éléments n'apportent pas encore de solution définitive.

Dans les expériences présentées ici, chez les coccinelles alimentées avec une nourriture de remplacement, la régression ovarienne demande de 3 à 5 jours à la température assez élevée de 30°C. Cela concorde avec les résultats obtenus par ROLLEY (1972) qui enregistre des durées de dégénérescence des ovaires sensiblement allongées (7 à 10 jours) compte tenu des conditions thermiques plus basses de l'expérimentation (27°C).

Une étude comparative de la courbe de mortalité obtenue à 5°C avec des *S. undecimnotata* récoltées sur les lieux d'estivo-hibernation au mois de décembre (fig. 4 D),

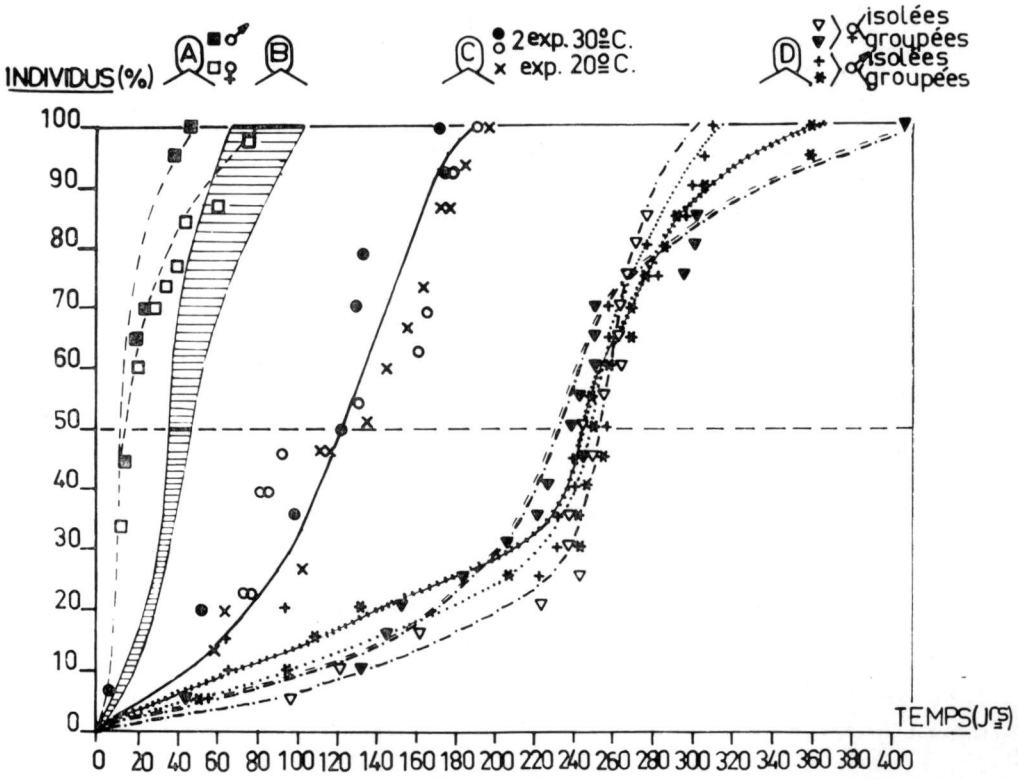

FIG. 4. — *Courbes de mortalité comparative entre des adultes de* S. undecimnotata *d'origines diverses et soumis à différentes conditions*

(A) : Individus récoltés à Rachas (830 mètres) au début du mois de septembre, sur un site d'estivo-hibernation et placés sans nourriture préalable dans la nature au niveau de la mer (0 mètre) et à l'abri de la pluie.

(B) : Individus élevés au laboratoire sous longue photopériode (16 heures) et placés immédiatement après éclosion au froid à 5-8°C sans période de nutrition préalable.

(C) : Individus élevés au laboratoire, maintenus par couples, d'abord sur une nourriture aphidienne pendant 2 jours puis sur une alimentation d'*agar miellé* durant 5 jours à 20°C et à 30°C et placés le huitième jour au froid à 5-8°C.

(D) : Individus récoltés au début du mois de décembre à Arfuyens (730 mètres) sur site d'estivo-hibernation et placés au froid à 5-8°C sans nourriture préalable.

avec celle des individus élevés au laboratoire sur le régime alimentaire combiné le plus favorable (fig. 4 C), montre notre inaptitude à induire artificiellement une dormance tout à fait identique à un réel état de repos naturel. Même si les résultats enregistrés paraissent déjà assez prometteurs et presque suffisants pour satisfaire aux impératifs poursuivis dans le domaine appliqué de la lutte biologique, il importe de rechercher les facteurs capables d'atteindre à une meilleure approximation de la dormance afin d'accroître la compréhension de son processus d'installation.

Pour posséder une idée plus précise des variations possibles de la longévité, il faut également comparer deux courbes de mortalité plus brutale (fig. 4). Une courbe (A) représente le taux de mortalité des adultes récoltés au début de l'estivo-hibernation (au commencement du mois de septembre) et placés dans une plaine située au niveau de la mer. Par rapport à la précédente, la courbe (B) indique une longévité très peu accentuée chez des adultes produits au laboratoire et mis au froid (5-8°C) immédiatement après leur éclosion. Les dissections pratiquées sur les individus du lot (A) montrèrent une attaque massive d'un champignon *Beauveria* du type *bassiana*.

Afin de compléter utilement ce travail, on envisage de le poursuivre en cherchant à établir la vitalité et la fécondité des adultes soumis à ce traitement et à cette conservation avant d'aborder l'aspect plus fondamental de l'influence des conditions climatiques et trophiques au niveau des larves sur la survie imaginale.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

ALIMENTARY INDUCTION OF THE IMAGINAL DORMANCY IN *SEMIADALIA UNDECIMNOTATA* SCHN. (*COLEOPT. COCCINELLIDAE*) FOR THE PRESERVATION OF LABORATORY REARED LADYBEETLES FOR THEIR FURTHER USE

In *Semiadalia undecimnotata* SCHN., it has been tried to produce a state analogous to the natural dormancy in which beetles could be stored with only a low mortality sufficiently long.

The most intensive accumulation of reserves, and at the same time the highest survival are achieved by the transfer of young beetles after a mere 2 days feeding on aphids — to an alternative food. The regression of ovaries is completed within 3-5 days of breeding on the mixture of agar (50 p. 100) and honey (50 p. 100).

After the emergence from pupae, it is therefore advised to feed the adults only the first 2 days with aphids, then the next 5 days with agar mixed with honey, and finally to store the coccinellids at + 5 — + 8°C.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HAGEN K. S., 1962. Biology and ecology of predaceous *Coccinellidae*. *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 289-326.

HODEK I., 1973. Biology of *Coccinellidae*. Academia, Prague et Dr W. JUNK, *The Hague*, 260 p.

IPERTI G., 1966. Voltinism and arrest of development in aphidophagous coccinellids of south-east of France. *Ecol. Aphidoph. Ins.* (Proc. Symp. Liblice near Prague, 1965), 105-106.

ROLLEY F., 1972. *Méthodes appropriées à l'étude de la migration d'un prédateur aphidiphage* : Adonia undecimmotata SCHN. (Coleoptera Coccinellidae) *et premières applications*. Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Univ. de Provence, Marseille, 113 p.

ROLLEY F., IPERTI G., HODEK I., 1974. Influence de la nourriture aphidienne (selon l'âge de la plante-hôte à partir de laquelle les pucerons se multiplient) sur l'induction de la dormance chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN. (Coleopt. *Coccinellidae*) à publier. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **6**, 53-60.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 53-60.

INFLUENCE DE LA NOURRITURE APHIDIENNE (SELON L'ÂGE DE LA PLANTE-HÔTE A PARTIR DE LAQUELLE LES PUCERONS SE MULTIPLIENT) SUR L'INDUCTION DE LA DORMANCE CHEZ *SEMIADALIA UNDECIMNOTATA* SCHN. (*COLEOP., COCCINELLIDAE*)

F. ROLLEY [1], I. HODEK * et G. IPERTI

Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
06602 Antibes

** Académie tchécoslovaque des Sciences,*
Institut d'Entomologie,
Prague (Tchécoslovaquie)

RÉSUMÉ

L'alimentation des larves de *Semiadalia undecimnotata* SCHN. au moyen de pucerons élevés sur des plantes-hôtes âgées provoque chez les adultes la régression des ovaires accompagnée d'une abondante accumulation de réserves. Par opposition chez les femelles témoins nourries préalablement avec du puceron multiplié sur de jeunes plantes-hôtes on observe des ovaires mûrs et une très faible accumulation de réserves.

Pour la première fois, on met ainsi en évidence l'influence de l'âge du végétal par l'intermédiaire de la proie phytophage sur l'installation de la dormance chez un entomophage. Il s'avère assez probable, que ce mécanisme joue un rôle essentiel dans l'induction de l'état de repos et de la migration chez *S. undecimnotata*.

INTRODUCTION

On ne connaît pas encore les facteurs responsables du déclenchement de la dormance chez les coccinelles malgré les travaux réalisés par plusieurs auteurs dans ce domaine (HODEK, 1973). Une série d'expériences, entreprises au laboratoire, a

[1] F. ROLLEY (stagiaire à la station de Zoologie d'Antibes).

permis de mettre en évidence le rôle joué par une photophase courte sur le déclenchement de cet état de repos chez les adultes de *Coccinella 7 punctata* L., issus d'une souche sélectionnée ; il n'en est d'ailleurs pas de même pour la descendance des coccinelles qui ont hiverné (HODEK 1962, BONNEMAISON 1964). Chez *Chilocorus bipustulatus* L. (ZASLAVSKII 1970, TADMOR et APPLEBAUM 1971) et chez *Coccinella novemnotata* HERBST (MCMULLEN 1967), la photopériode règle le déclenchement de la dormance de la population naturelle, sous réserve de conditions thermiques convenables.

A ce jour, l'influence du facteur trophique n'a pas été particulièrement étudiée chez les coccinelles. Pourtant, de nombreux auteurs mentionnent le rôle favorable joué par une faible prise alimentaire sur l'installation de cette dormance : chez *C. septempunctata* (HODEK, 1962, BONNEMAISON 1964), chez *C. novemnotata* (MCMULLEN 1967), chez *Hippodamia convergens* GUER. (HAGEN, 1962) et chez *Semiadalia undecimnotata* (YAKHONTOV, 1940). Dans ce dernier cas cette opinion ne se trouve pas étayée par des expérimentations.

Avec de jeunes adultes de *S. undecimnotata*, alimentés d'abord en pucerons pendant seulement 2 jours, IPERTI et HODEK (1974) obtiennent un arrêt de développement après le passage des individus sur une diète d'agar miellé . Jamais encore, chez les coccinelles, on n'a tenté de rattacher la possibilité d'un déclenchement de la dormance à la composition biochimique des proies. Partant de l'idée que des changements internes de la plante-hôte, attribués à son vieillissement, comme à l'augmentation de la température survenant au plus fort de l'été (et à la diminution corrélative du degré hygrométrique de l'air), pourraient se traduire par des transformations significatives de la composition chimique des pucerons, nous nous sommes attachés à préciser l'influence éventuelle de ce facteur sur les gonades et sur le corps gras des femelles et des mâles de *S. undecimnotata*.

MÉTHODES UTILISÉES

Les coccinelles utilisées dans ces expérimentations proviennent en partie d'un élevage effectué au laboratoire et en partie de récoltes réalisées dans la nature.

1. — *Adultes issus des élevages* (lots A et B)

On réalise des élevages de larves de coccinelles à Malaucène (Vaucluse) entre le 17 juin et le 21 juillet 1971, à une période de l'année où, dans la nature, se développent normalement les cycles préimaginaux qui vont donner naissance aux adultes migrants. De l'éclosion des œufs jusqu'au stade jeune adulte, on place les coccinelles dans des cages de mousseline, d'environ 1 m^3 de volume, placées à l'extérieur ; ceci, afin d'obtenir des conditions climatiques aussi voisines que possible de celles qui règnent à l'extérieur.

A l'époque de l'expérience la photopériode présente une photophase qui décroît progressivement, de 17 heures à 16 heures 20. Jusqu'à la date d'émergence des adultes la moyenne des minimums de température atteint 13°C, celle des maximums 26°C et les extrêmes thermiques se situent à 8°C et à 31°C sous abri. Durant la période qui suit l'apparition des adultes, la température augmente sensiblement et les moyennes minimales et maximales passent respectivement à 14°C et à 28°C (avec des extrêmes atteignant 10°C et 31°C).

Depuis le 17 juin, environ 70 larves de *S. undecimnotata* du lot A reçoivent des pucerons (*Aphis fabae* SCOP) produits sur de jeunes végétaux (fèverolles cultivées au laboratoire). Un autre lot B, d'environ 70 larves, est alimenté avec des pucerons (*A. fabae*) multipliés sur de vieilles fèves récoltées dans un champ.

A l'éclosion des jeunes adultes, vers le 12 juillet 1971, on nourrit les coccinelles des deux lots A et B avec des pucerons (*A. fabae*) obtenus sur jeune végétal. Le lot A comprenait 26 mâles et 25 femelles et le lot B 25 mâles et 27 femelles.

2. — *Adultes récoltés dans la nature* (lot C)

Dès l'éclosion des nymphes, vers le 10 juillet, on récolte dans leur biotope d'activité 28 mâles et 30 femelles. Dans la zone naturelle prospectée, entre le 25 juin et le 10 juillet, la moyenne des minimums de température atteint 14,5°C, celles des maximums 26°C. Une fois recueillis, on met les jeunes adultes en cage de 1 m³ afin de les placer dans des conditions climatiques identiques à celles auxquelles on soumet les deux lots précédents.

Durant leur vie larvaire, les individus du lot C s'alimentent de l'espèce aphidienne *Acyrthosiphon pisum* (HARRIS) qui se multiplie naturellement sur des vesces âgées trouvées dans un champ laissé à l'abandon. Au stade imaginal on fournit aux coccinelles une nourriture identique mais obtenue sur de jeunes plantes de fèverolles cultivées au laboratoire.

Entre le 20 et le 27 juillet on pratique la dissection des coccinelles issues des différents lots. En règle générale l'âge des jeunes adultes examinés varie de 13 à 17 jours (à l'exception d'une faible proportion d'individus en provenance des lots A et B disséqués plus précocement) (tabl. 1).

TABLEAU I

Protocole expérimental adopté

Lots	Alimentation pendant la vie larvaire	Date d'Émergence des adultes	Alimentation pendant la vie imaginale	Date des dissections	Nbre d'adultes disséqués ♀	Nbre d'adultes disséqués ♂
A	Élevage extérieur avec des *A. fabae* produits sur jeunes fèverolles au laboratoire.	12/7	Élevage extérieur avec des *A. fabae* produits sur jeunes fèverolles au laboratoire.	22/7	7	8
				25/7	14	16
B	Élevage extérieur avec des *A. fabae* produits sur vieilles fèves dans un champ.	12/7	idem	20/7	11	6
				25/7	16	11
C	Population naturelle trouvée dans un champ de vesces âgées attaquées par *Acyrthosiphon pisum* HARRIS.	10/7	Élevage extérieur avec des *Acyrthosiphon pisum* produits sur jeunes fèverolles au laboratoire.	23/7	23	13
				27/7	7	15

RÉSULTATS

Les expériences réalisées permettent d'enregistrer des renseignements sur les changements notés au niveau de l'état physiologique des mâles et des femelles selon le type de nourriture aphidienne fourni au stade larvaire.

1. — *Etat physiologique des femelles*

La presque totalité des femelles du lot A (95 p. 100) présentent des ovocytes en cours de vitellogenèse ou déjà chorionés, de même que 44 p. 100 des individus du lot B et 33 p. 100 de celui du lot C.

Dans ces 2 derniers lots, on observe chez de nombreux adultes (respectivement 48 p. 100 et 60 p. 100) des ovocytes en cours de dégénérescence, et même dans quelques cas (8 p. 100 et 3 p. 100) des ovaires absolument immatures (tabl. 2).

TABLEAU 2

Comparaison de l'état physiologique des ovaires des femelles de S. undecimnotata *appartenant aux différents lots expérimentaux A, B et C*

(Résultats formulés en nombre et en pourcentage)

Lots	Nombre de femelles disséquées	Avec des ovaires non mûrs		Avec des ovaires mûrs ou en voie de maturation		Avec des ovaires en voie de régression	
		Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%
A	21	0	0	20	95	1	5
B	27	2	8	12	44	13	48
C	30	1	3	11	37	18	60

La quantité de réserves du corps gras s'avère faible chez 76 p. 100 des femelles du lot A. Au contraire, elle demeure très abondante chez 89 p. 100 des individus du lot B et 77 p. 100 de ceux du lot C. (tabl. 3).

TABLEAU 3

Comparaison de la quantité de réserves accumulées chez les femelles de S. undecimnotata *appartenant aux différents lots expérimentaux*

Lots	Nombre de femelles disséquées	Avec peu ou pas de réserves		Avec des réserves moyennes		Avec beaucoup de réserves	
		Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%
A	21	16	76	2	10	3	15
B	27	3	11	0	0	24	89
C	30	7	23	0	0	23	77

2. — *Etat physiologique des mâles*

Les vésicules séminales des mâles contiennent des spermatozoïdes libres dans la presque totalité des cas, chez 75 p. 100 des adultes du lot A et chez 100 p. 100 de ceux des lots B et C (tabl. 4).

Si dans le lot A un tiers seulement des mâles présentent d'abondantes réserves, dans le lot B ce sont la plupart des adultes (soit 88 p. 100) qui en possèdent une grande quantité ; dans le lot C, moins de la moitié des individus seulement en montre une importante accumulation (tabl. 5).

TABLEAU 4

Comparaison du contenu des vésicules séminales des mâles de S. undecimnotata *appartenant aux différents lots expérimentaux*

Lots	Nombre de mâles disséqués	Vésicules séminales pleines		Vésicules séminales vides	
		Nbre	%	Nbre	%
A	24	18	75	6	25
B	17	17	100	0	0
C	28	28	100	0	0

TABLEAU 5

Comparaison de la quantité des réserves accumulées chez les mâles de S. undecimnotata *appartenant aux différents lots expérimentaux*

Lots	Nombre de mâles disséqués	Avec peu ou pas de réserves		Avec des réserves moyennes		Avec beaucoup de réserves	
		Nbre	%	Nbre	%	Nbre	%
A	24	8	33,5	9	37,5	7	29
B	17	1	6	1	6	15	88
C	28	8	28,5	8	28,5	12	43

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Dans l'induction de la dormance, chez *S. undecimnotata*, on soupçonne l'influence de l'état physiologique de la plante-hôte ; elle s'exercerait par l'intermédiaire des pucerons dont les larves et les adultes de coccinelles se nourrissent. Dans cette première série d'expériences on voulait mettre en évidence l'existence d'un tel mécanisme tout d'abord au niveau des larves.

Des pucerons produits sur de jeunes fèverolles servent de nourriture à tous les

adultes. Les larves du lot C appartiennent à une population naturelle et s'alimentent de pucerons qui se développent dans une culture de vesces âgées ; tandis que celles des deux autres lots, placées dans des cages situées à l'extérieur, reçoivent pour les individus du lot B une nourriture aphidienne récoltée dans un champ de fèves âgées et pour ceux du lot A des pucerons obtenus au laboratoire sur de jeunes fèverolles. Il existe un synchronisme satisfaisant entre le déroulement des expériences réalisées et le développement de la population des coccinelles dans les conditions naturelles.

Qu'il s'agisse de l'état physiologique des ovaires ou de la quantité de réserves accumulées, les femelles des lots B et C restent comparables entre elles mais se distinguent profondément de celles du lot A. Dans ce dernier cas, où l'on fournit des pucerons produits sur un jeune végétal à la fois aux larves et aux adultes, presque toutes les femelles s'avèrent mûres (95 p. 100) et possèdent très peu de réserves (85 p. 100). Ces résultats indiquent clairement la réalité de l'hypothèse de travail retenue dans le déroulement de ces expérimentations, même si on doit les considérer comme préliminaires en attendant une prochaine confirmation.

L'état des ovaires montre l'installation de la dormance chez au minimum 60 p. 100 des femelles appartenant aux lots B et C. Le pourcentage inférieur enregistré dans le lot B (48 p. 100) découle sans doute du fait que presque la moitié des coccinelles furent disséquées un peu trop précocement (à l'âge de 8 jours) ; celà entraîne un degré de régression encore insuffisamment avancé (observé seulement chez 36 p. 100 de femelles) et produit un abaissement sensible de la moyenne totale obtenue pour le lot B. Chez l'autre moitié disséquée à l'âge de 13 jours, 64 p. 100 des femelles présentent une régression ovarienne. Ce pourcentage correspond à celui enregistré chez les individus du lot C. De même les pourcentages de régression notés chez les adultes âgés de 13 à 17 jours ne possèdent pas semble-t-il un caractère définitif et devraient s'accroître encore par la suite, comme le montrent d'ailleurs d'autres observations non encore publiées.

Presque toujours, au sein des populations naturelles de *S. undecimnotata* les femelles arrivent d'abord à maturité, puis régressent, selon un processus d'installation secondaire de la dormance (ROLLEY, 1972). Par conséquent les résultats obtenus lors de la dissection des adultes de cette espèce dépendent de leur âge physiologique. La régression débute au même âge chez les seules femelles soumises auparavant à des conditions écologiques identiques. On ne peut donc parler ici, d'un pourcentage de dormance en valeur absolue comme on le fait pour d'autres espèces de coccinelles par exemple, en Europe centrale, chez *C. septempunctata* (HODEK, 1973) dont le déclenchement primaire de la dormance prévient toute maturation. Chez *S. undecimnotata* on doit donc se limiter à comparer la valeur relative des taux enregistrés exclusivement à la même époque.

On pourrait penser que les adultes comme les larves, se trouvent influencés par l'état physiologique des proies. Ceci expliquerait la proportion relativement faible de dormance trouvée dans les lots B et C quand on nourrit les adultes avec des pucerons élevés sur un jeune végétal. Afin de confirmer cette hypothèse il importera de compléter la série d'expériences réalisées dans ce travail et de pratiquer un élevage de coccinelles à partir de pucerons produits sur des plantes-hôtes âgées même durant leur vie imaginale.

Cependant il paraît très difficile de préjuger des facteurs susceptibles d'être mis en cause dans le changement physiologique des proies. Il semble probable que la

transformation du rapport des composés glucidiques et azotés chez les plantes sénescentes (mis en évidence par WEISMANN et VALLO (1963) sur betterave et fusain d'Europe, plantes-hôtes d'*A. fabae*) provoque aussi un changement de l'état physiologique des pucerons. De même on ne saurait exclure une influence de la diminution de la pression osmotique chez les végétaux âgés. Sans doute le fait de produire les fèverolles et les pucerons dans un milieu très transformé (sous conditions non contrôlées dans un local faiblement éclairé) doit être également pris en considération.

L'effet de l'âge du végétal sur l'induction de la dormance imaginale a déjà fait l'objet de travaux chez certains insectes phytophages, par exemple chez *Anthonomus grandis* BOH. (EARLE et NEWSOM 1964, TINGLE et LLOYD 1969) et chez *Leptinotarsa decemlineata* SAY (de WILDE et FERKET 1967). Mais l'influence d'un tel facteur sur un entomophage par l'intermédiaire de la proie paraît, à notre connaissance, faire ici l'objet d'une toute première étude originale.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

EFFECT OF THE PLANT AGE VIA THE APHID PREY ON THE INDUCTION OF DIAPAUSE IN *SEMIADALIA UNDECIMNOTATA* SCHN. *(COL., COCCINELLIDAE)*

The feeding of *Semiadalia undecimnotata* larvae on aphids which has developed on senescent aged plants resulted in an intensive regression of ovaries, accompanied by an accumulation of a large amount of reserves in the fat body. On the contrary, the females, fed on aphids from young plants remained reproductively active and their reserves were negligeable.

It was thus been proved for the first time that the age of a plant may affect the induction of diapause in an entomophagous insect via its phytophagous prey. This also seems to be the principal mechanism ruling the induction of diapause and the onset of the migration in this species.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONNEMAISON L., 1964. Observations écologiques sur la Coccinelle à 7 points (*Coccinella septempunctata* L.) dans la région parisienne (Col.). *Bull. soc. Ent. Fr.*, **69**, 64-83.

EARLE N. W., NEWSON L. D., 1964. Initiation of diapause in the boll weevil. *J. Insect Physiol.*, **10**, 131-139.

HAGEN K. S., 1962. Biology and ecology of predaceous *Coccinellidae*. *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 289-326.

HODEK I., 1962. Experimental influencing of the imaginal diapause in *Coccinella septempunctata* L. (Col., *Coccinellidae*), II. *Cas. cs. Spol. ent.*, **59**, 297-323.

HODEK I., 1973. Biology of Coccinellidae. Academia, Prague et Dr. W. Junk, den Haag, 260 p.

HURPIN B., 1963. Alimentation, développement et fécondité chez les insectes. *Journ. Scient. du C. N. de Coord. des Études et Rech. sur la Nutrit. et l'Aliment.* XI. *La Nutrition chez les poecilothermes*, 153-200 (30-31 janv., 1er et 2 févr. 1962).

IPERTI G., HODEK I., 1974. Induction alimentaire de la dormance imaginale chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **6**, 41-51.

MC MULLEN R. D., 1967. The effects of photoperiod, temperature and food supply on rate of development and diapause in *Coccinella novemnotata*. *Can. Ent.*, **99**, 578-586.

ROLLEY F., 1972. *Méthodes appropriées à l'étude de la migration d'un prédateur aphidiphage, Adonia undecimnotata* SCHN. (*Coleoptera, Coccinellidae*) *et premières applications*. Thèse de 3e cycle. Univ. de Provence, Marseille, 113 p.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 61-79.

DÉVELOPPEMENT ET CROISSANCE PONDÉRALE DE *PHRYXE CAUDATA* ROND. (*DIPTERA, TACHINIDAE*) SUR *GALLERIA MELLONELLA* L. (*LEPIDOPTERA*). INFLUENCE DE L'ÂGE DE L'HÔTE

S. GRENIER, B. DELOBEL et G. BONNOT
avec la collaboration technique de Josette GUILLAUD

Laboratoire de Biologie, I. N. R. A., Bat. 406,
Institut national des Sciences appliquées,
69621 Villeurbanne

RÉSUMÉ

L'étude de la croissance de *Phryxe caudata* sur un hôte de remplacement *Galleria mellonella* a été effectuée en utilisant une méthode simple permettant l'injection d'une seule larve néonate par hôte, d'âge connu. Les jeunes larves injectées, comme celles déposées lors du parasitisme naturel se situent, pour la plupart, au niveau des segments abdominaux 7 à 9 de la chenille hôte. De même la croissance du parasite est comparable, quel que soit le mode d'infestation. La croissance larvaire pondérale est exponentielle et correspond à un temps de doublement de 1,1 ou 1,4 jours selon l'hôte. Le développement larvaire complet requiert en moyenne 20,4 jours sur les *G. mellonella* injectées au début du dernier stade larvaire (Hôtes A) et 17,3 jours sur les hôtes injectés au maximum de poids (Hôtes B). Cette différence résulte d'un allongement moyen de 6 jours du stade I, compensé par un raccourcissement de 3 jours du stade III dans les hôtes A. Les mues larvaires s'effectuent aux mêmes poids quel que soit l'hôte, soit 0,8 à 1 mg pour la mue I-II et 10 mg environ pour la mue II-III. Le poids de la pupe est fonction de la durée du stade III, ce qui amène les pupes obtenues sur les hôtes A à un poids moyen de 35,5 mg contre 44,3 pour celles obtenues sur les hôtes B. La croissance larvaire représente une multiplication du poids de la larve néonate par un facteur de l'ordre de 10 000.

INTRODUCTION

La Tachinaire *Phryxe caudata* ROND. est un parasite indigène de la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. (BILIOTTI, 1956). Dans les conditions du laboratoire, elle parasite aussi *Galleria mellonella* L., espèce sur laquelle elle peut être multipliée pendant de nombreuses générations (DELOBEL et LAVIOLETTE, 1969).

Dans le cadre des études nutritionnelles que nous poursuivons sur cet entomophage, il s'est révélé nécessaire d'étudier les conditions optimales de son développement sur son hôte de remplacement *G. mellonella*. Or la composition du milieu intérieur de cet hôte varie largement selon son âge (BONNOT et DELOBEL, 1969). Chez *G. mellonella* on peut repérer avec précision un certain nombre d'étapes caractéristiques au cours du dernier stade larvaire telles que : dernière mue larvaire, maximum de poids, larve mobile à cocon terminé, larve immobile et chrysalide (PLANTEVIN, en préparation). Plusieurs de ces âges sont favorables au développement de *P. caudata*, mais seuls les deux premiers ont été retenus dans cette étude. Pour des raisons de commodité, les larves les plus jeunes ont été parasitées le lendemain de la mue. Ainsi elles représentent la limite d'âge inférieure des chenilles utilisées pour les élevages de masse du parasite. Quant aux larves ayant atteint leur maximum de poids, elles représentent les hôtes les plus fréquents dans ces mêmes élevages.

Cette étude de la croissance de *P. caudata* au sein d'un organisme vivant constituera une référence indispensable pour la mise au point d'élevages sur milieux artificiels et permettra en outre de préciser certains aspects des relations hôte-parasite.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Élevage des hôtes*

Les chenilles sont issues d'un élevage de masse conduit sur cire et pollen, à l'obscurité complète et sous une humidité non régulée (60 à 80 p. 100 HR). Les bocaux d'élevage, d'un litre de contenance, sont placés à 27,5°C, mais par suite du confinement des *G. mellonella*, la température intérieure du récipient est de l'ordre de 32°C en fin de développement larvaire. Le tri des hôtes a lieu avant la dernière mue larvaire (1).

a) *Lot A.*

On regroupe les animaux ayant mué dans un intervalle de 6 heures. Vingt-six heures (26 ± 4 h) après la mue, chaque *G. mellonella* de ce lot est pesée puis placée dans une boîte de Pétri (5 cm de diamètre) avec cire et pollen. L'hôte est alors prêt à recevoir son parasite.

b) *Lot B.*

Les *G. mellonella*, placées individuellement dans des boîtes de Pétri avec cire et pollen à 32°C sont pesées chaque jour. L'injection du parasite aura lieu lorsqu'elles atteindront le poids maximum, soit en moyenne 3,8 jours après la mue.

Dans la suite de l'exposé, lot A et lot B désigneront indifféremment les hôtes ou les parasites qui en sont issus.

2. — *Injection du parasite*

Les femelles de *P. caudata* proviennent d'un élevage de masse entretenu sur *G. mellonella* depuis une quarantaine de générations (DELOBEL, 1970).

a) *Obtention des larves néonates du parasite.*

Les femelles sont utilisées 10 à 12 jours après l'émergence ; leur utérus renferme alors un nombre important d'œufs contenant une larve active (GRENIER, 1973). Les œufs sont prélevés aseptiquement par dissection et mis à éclore dans un liquide physiologique convenable (compo-

(1) En général il s'agit de la mue 7-8, mais parfois de la mue 6-7 ; le nombre de stades larvaires étant variable chez *G. mellonella* (PLANTEVIN, en préparation).

sition : NaCl 10,9 g - KCl 1,6 g - $CaCl_2$ 1,0 g - $MgCl_2$ 0,1 g - glucose 1,0 g - lévulose 0,4 g - maltose 15,0 g et H_2O q.s.p. 1 000 ml). Dans ces conditions les éclosions ont lieu dans le quart d'heure qui suit.

b) *Injection proprement dite.*

La technique de SCARAMUZZA (1930), reprise par plusieurs auteurs (RISCO BRICEÑO, 1954 ; MELLINI, 1962 ; BENNETT et SIMMONDS, 1966) et qui consiste à déposer une larve de tachinaire sur l'hôte à l'aide d'un pinceau s'est révélée inapplicable dans notre cas. En effet, le contrôle de la pénétration est très délicat et le parasite meurt très souvent de dessication avant de pouvoir pénétrer. Les méthodes d'injection utilisées par SCHNEIDER (1950) et SALT (1955) pour les Hyménoptères auraient pu convenir, cependant, nous avons préféré avoir recours à une technique plus simple et mieux adaptée à nos problèmes.

L'injection est effectuée à l'aide d'une aiguille de quartz biseautée (diamètre intérieur 0,2 mm, longueur 3-4 cm) surmontée d'une poire constituée d'un segment de tube en polychlorure de vinyle souple (diamètre interne 2 mm, longueur 1 cm). Avec un tel dispositif, il n'est pas nécessaire d'anesthésier les larves du parasite ; par contre l'anesthésie des chenilles hôtes limite les risques d'hémorragie lors de l'injection. Si on opère avec du matériel stérile et dans de bonnes conditions d'aseptie, la mortalité postopératoire ne dépasse jamais 10 p. 100. Cette méthode permet d'injecter à un moment précis un nombre déterminé de parasites. Nous nous sommes limités dans ce travail au cas du parasite unique. De plus, grâce à cette technique un opérateur entraîné peut infester une cinquantaine de chenilles à l'heure.

3. — *Conduite de l'expérimentation*

Les *G. mellonella* parasitées sont replacées dans leurs boîtes individuelles avec cire et pollen, et gardées à l'obscurité à 21,5°C. Chaque jour, des *G. mellonella* sont pesées et disséquées ; les larves de *P. caudata*, ainsi prélevées, sont placées dans du liquide physiologique puis sont, soit pesées, soit mesurées. La larve peut en effet être assimilée à un ellipsoïde de révolution dont le grand axe L est la longueur de la larve en extension et le petit axe l, sa plus grande largeur en extension. Il est ainsi possible d'évaluer le poids par le calcul du volume, soit P_c (en mg) $= \frac{\pi}{6} L\, l^2$ (en µm). BOULETREAU (1968) parvient d'ailleurs à la même formule pour les larves d'un Hyménoptère chalcidien *Pteromalus puparum*.

Les deux méthodes (mensurations et pesées) utilisées concurremment sur les larves du premier stade ont donné des résultats identiques. La corrélation entre le poids calculé P_c et le poids observé P_o est étroite ($r = 0{,}95$) et la relation est linéaire. L'équation de la droite de régression est $P_o = 9{,}3 \cdot 10^{-5} + 0{,}95\ P_c$ (en mg). Pour les valeurs supérieures à 0,3 mg cette corrélation cesse d'être applicable. La méthode par mensurations s'étant révélée beaucoup plus commode pour les larves d'un poids inférieur à 0,1 mg, elle est désormais utilisée préférentiellement (1).

4. — *Méthodes statistiques*

L'évolution du poids ou, selon le cas, du logarithme népérien (ln) du poids a pu être représentée par des droites. Les droites de régression ont été calculées selon la méthode des moindres carrés. Le test de linéarité permet, par comparaison avec le F de la table de Snedecor, de définir une probabilité supérieure à 0,05.

La liaison entre les facteurs étudiés est traduite par le coefficient de régression r. Le t du test de régression calculé est comparé au t théorique de Student-Fisher, pour N-2 degrés de liberté, au risque 0,05.

II. — RÉSULTATS

1. — *Durée de développement de* P. caudata

Les dissections journalières ont permis d'établir le pourcentage de chaque stade et ainsi de suivre l'évolution des parasites dans les lots A et B (fig. 1). Pour pouvoir

(1) Toutes les pesées ont été effectuées sur une balance électromagnétique Setaram γ21 au µg.

comparer les durées moyennes des stades, on conviendra de mesurer celles-là au moment où 50 p. 100 de la population a changé de stade.

Le développement larvaire total dure en moyenne 20,4 jours dans le lot A et 17,3 seulement dans le lot B. Mais cette différence ne donne qu'une image partielle du déroulement de chaque stade. En effet, si la durée du premier stade est beaucoup plus courte en B qu'en A (8,7 jours contre 14,5), on constate par contre que la durée du deuxième stade est très voisine dans les deux lots (3 jours environ) et que c'est dans le lot A que le troisième stade est le plus court (2,3 jours contre 5,5). Dans le lot A, il y a donc, au cours du stade III, un rattrapage partiel du retard accumulé au stade I.

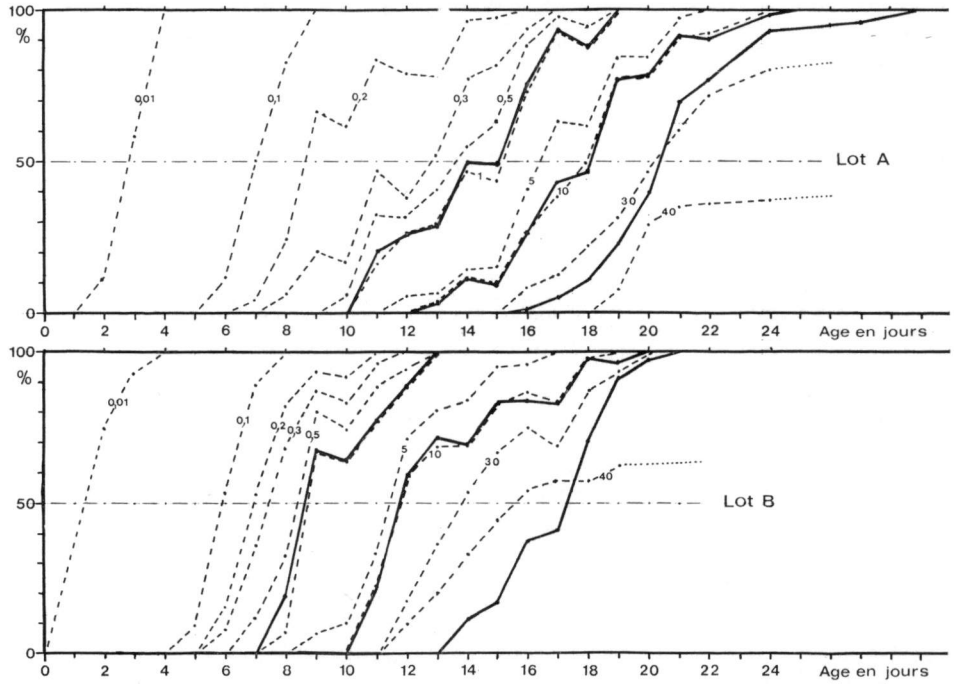

FIG. 1. — *Répartition, en fonction de l'âge, des stades et des classes de poids de* P. caudata *sur des hôtes parasités au début du dernier stade larvaire* (A) *et au poids maximum* (B)

Les résultats sont exprimés pour chaque stade ou classe de poids en pourcentage de l'effectif quotidien. Les traits pleins représentent les changements de stade (I-II, II-III, III-pupe) et les pointillés les limites des classes de poids (0,01-0,1-0,2-0,3-0,5-1-5-10-30 et 40 mg).

Le lot A est, de plus, caractérisé par un mauvais synchronisme de croissance qui se traduit entre autre par un étalement de la pupaison sur une douzaine de jours (du seizième au vingt-huitième jour) alors que dans le lot B la formation du puparium intervient en une semaine (du quatorzième au vingtième jour).

2. — *Croissance pondérale de* P. caudata

Les mesures peuvent être analysées de deux manières différentes, en considérant l'effectif, soit globalement, soit stade par stade. Les résultats sont reportés sur le tableau I (*a* et *b*).

TABLEAU I *a*

Parasites injectés dans Galleria mellonella *au début du dernier stade larvaire. Poids moyen en mg des larves de* Phryxe caudata (m.a. : moyenne arithmétique ; m.g. : moyenne géométrique) *en fonction de leur âge exprimé en jours.* N : nombre de mesures

Age	Stade I			Stade II			Stade III			Stades I, II et III		
	N	m.a.	m.g.	N	m.a.	m.g.	N	m.a.	m.g.	N	m.a.	m.g.
2	9	0,008 6	0,008 2							9	0,009	0,008
3	12	0,010 3	0,010 2							12	0,010	0,010
4	12	0,016 5	0,016 1							12	0,016	0,016
5	13	0,035 8	0,032 7							13	0,036	0,033
6	17	0,065 0	0,055 9							17	0,065	0,056
7	12	0,098 2	0,087 3							12	0,098	0,087
8	17	0,173 2	0,151 5							17	0,173	0,151
9	15	0,231 0	0,221 1							15	0,231	0,221
10	18	0,246 1	0,224 5							18	0,246	0,224
11	19	0,335 0	0,281 4	5	1,968	1,839				24	0,675	0,416
12	14	0,242 2	0,226 7	5	2,504	2,088				19	0,837	0,407
13	25	0,309 6	0,307 4	9	2,264	1,941	1	10,920	10,920	35	1,115	0,547
14	13	0,300 7	0,291 9	10	2,795	2,527	3	18,083	17,353	26	3,312	1,116
15	17	0,373 3	0,340 0	13	3,053	2,542	3	14,360	14,154	33	2,700	1,053
16	6	0,501 5	0,460 0	12	3,391	2,655	6	20,163	18,003	24	6,862	2,764
17	1	0,520 0	0,520 0	8	4,389	3,743	6	27,587	22,867	15	13,410	6,766
18	2	0,312 5	0,306 2	7	3,846	3,240	6	29,042	28,252	15	13,453	5,624
19				3	4,633	3,258	7	24,900	22,014	10	18,820	12,410
20				3	4,966	4,496	5	35,190	31,018	8	23,852	15,035
21				4	5,418	4,420	11	26,320	23,789	15	20,746	15,200
22				5	5,333	4,443	8	26,500	22,559	13	18,359	15,100
24				3	4,908	4,301	7	33,005	31,510	10	24,576	17,350

TABLEAU I *b*

Parasites injectés dans Galleria mellonella *au maximum de poids. Poids moyen en mg des larves de* Phryxe caudata (m.a. : moyenne arithmétique ; m.g. : moyenne géométrique) *en fonction de leur âge exprimé en jours.* N : nombre de mesures

Age	Stade I			Stade II			Stade III			Stades I, II et III		
	N	m.a.	m.g.	N	m.a.	m.g.	N	m.a.	m.g.	N	m.a.	m.g.
2	12	0,011 8	0,011 6							12	0,012	0,012
3	14	0,019 2	0,018 3							14	0,019	0,018
4	6	0,026 8	0,025 6							6	0,027	0,026
5	11	0,049 0	0,043 6							11	0,049	0,044
6	13	0,124 5	0,102 2							13	0,124	0,102
7	17	0,262 5	0,214 3							17	0,262	0,214
8	13	0,343 5	0,308 8	3	1,313	1,206				16	0,525	0,399
9	5	0,417 0	0,349 5	11	2,449	2,167				16	1,814	1,225
10	4	0,292 7	0,278 2	7	3,155	2,726				11	2,114	1,188
11	2	0,429 0	0,405 2	5	3,417	3,012	2	12,025	12,025	9	4,666	2,622
12	2	0,389 0	0,362 5	5	4,869	4,026	10	26,818	24,348	17	17,253	8,743
13				7	5,438	4,753	18	30,483	26,319	25	23,471	16,296
14				10	5,039	4,607	20	36,474	32,941	30	25,996	17,097
15				4	6,390	5,824	16	45,818	41,071	20	37,932	27,789
16				4	7,600	6,513	11	45,717	42,772	15	35,523	25,890
17				2	7,105	6,982	5	41,748	39,295	7	31,850	23,984
18				1	8,665	8,665	11	42,864	40,565	12	40,014	35,668
19				1	10,800	10,800	2	28,700	28,510	3	26,067	20,600

a) *Croissance globale.*

La croissance larvaire normale de *P. caudata* suit une loi de type exponentiel (fig.2). Pour le lot B, l'ajustement à l'hypothèse exponentielle est acceptable du deuxième au quinzième jour, en dépit de la variance importante engendrée par le mélange des stades qu'implique une telle présentation (tabl. 2).

TABLEAU 2

Valeurs numériques des paramètres de la relation $y = a + b x$

y : ln des poids individuels des larves de *Phryxe caudata* en µg
x : âge des larves en jours
r : coefficient de régression
F table : valeurs limites de F au risque 5 p. 100

		Champ d'étude	b	a	r	t	Linéarité	
							F observé	F table
Courbes globales	A	12-20 j	0,502	0,226	0,64	8,4	$F^{7}_{176} = 11,3$	2,0
	B	2-15 j	0,643	0,936	0,94	40,2	$F^{12}_{203} = 1,55$	1,75
Stade I	A	2- 9 j	0,505	0,921	0,94	27,0	$F^{99}_{6} = 1,17$	3,67
	B	2- 8 j	0,577	1,156	0,92	21,0	$F^{79}_{5} = 1,27$	2,37

A et B représentent les deux types d'hôtes, parasités respectivement au début du dernier stade larvaire et au maximum de poids.

Pour A l'ajustement à l'hypothèse exponentielle n'est acceptable qu'entre deux et neuf jours. En effet, dès le dixième jour, la croissance moyenne des stades I diminue fortement. Ce n'est qu'à partir du douzième jour que, grâce à l'existence d'un certain nombre de stades II, la croissance reprend une allure exponentielle analogue à celle qu'elle avait auparavant. Pour ce lot, la régression linéaire du logarithme népérien des poids sur l'âge des larves a été testée entre les douzième et vingtième jour mais la droite n'a pas été retenue en raison de l'importance de la variance introduite par l'hétérogénéité de la population. En effet il demeure un pourcentage notable de stade I jusqu'au dix-huitième jour.

Le ralentissement de croissance observé en fin de stade I sera analysé dans le paragraphe « Discussion ».

Remarquons que la loi exponentielle n'est évidemment plus valable en fin de croissance : le plateau correspond à la pupaison. Les accidents des courbes sont vraisemblablement liés à l'apparition des deuxième et troisième stades.

b) *Stade I.*

La croissance suit, dans les deux lots, une loi exponentielle (fig. 3). Dans le lot B, cette loi est valable jusqu'à l'apparition des stades II (huitième jour) alors que dans le lot A, où la croissance est plus lente, la loi cesse d'être applicable deux jours

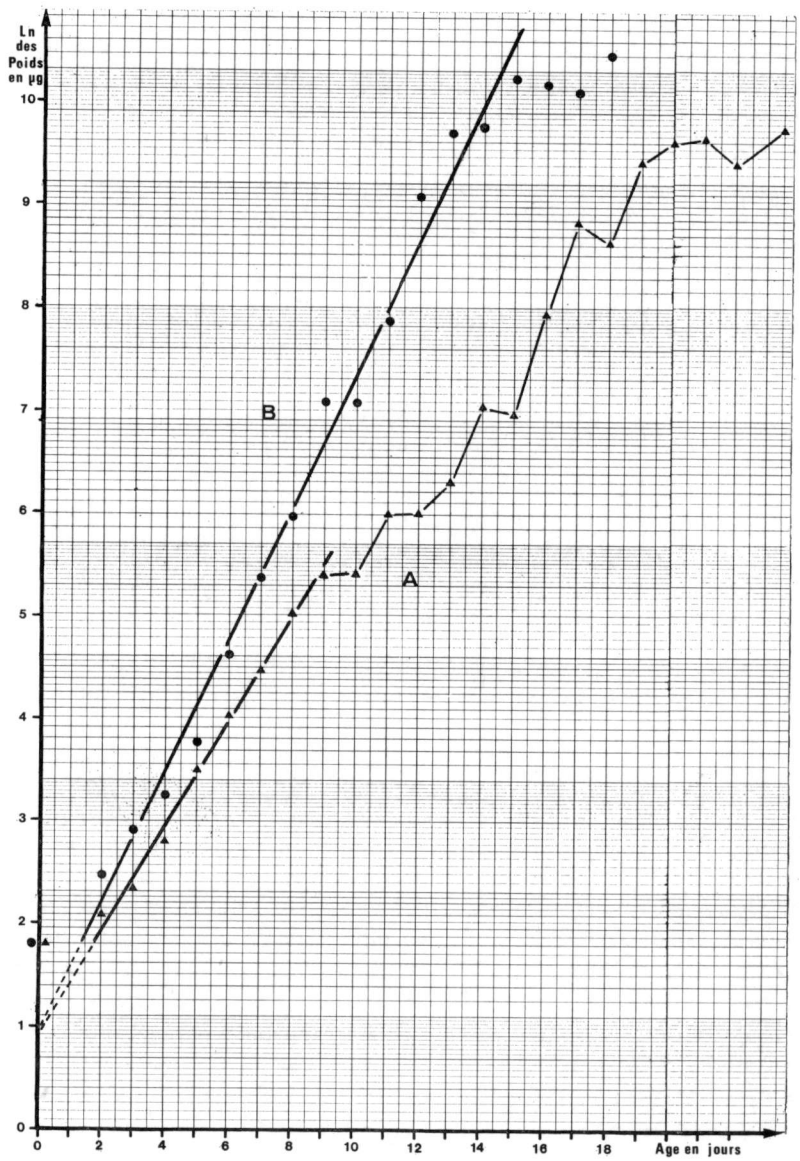

FIG. 2. — *Croissance pondérale des larves de* P. caudata *en fonction de leur âge, sur des hôtes parasités au début du dernier stade larvaire* (▲——▲) *et au maximum de poids* (●——●)

Chaque point représente la moyenne arithmétique des logarithmes népériens des poids des larves, sans tenir compte des stades. Les droites sont calculées sur l'ensemble des valeurs individuelles dans l'intervalle de validité (cf. tabl. 2).

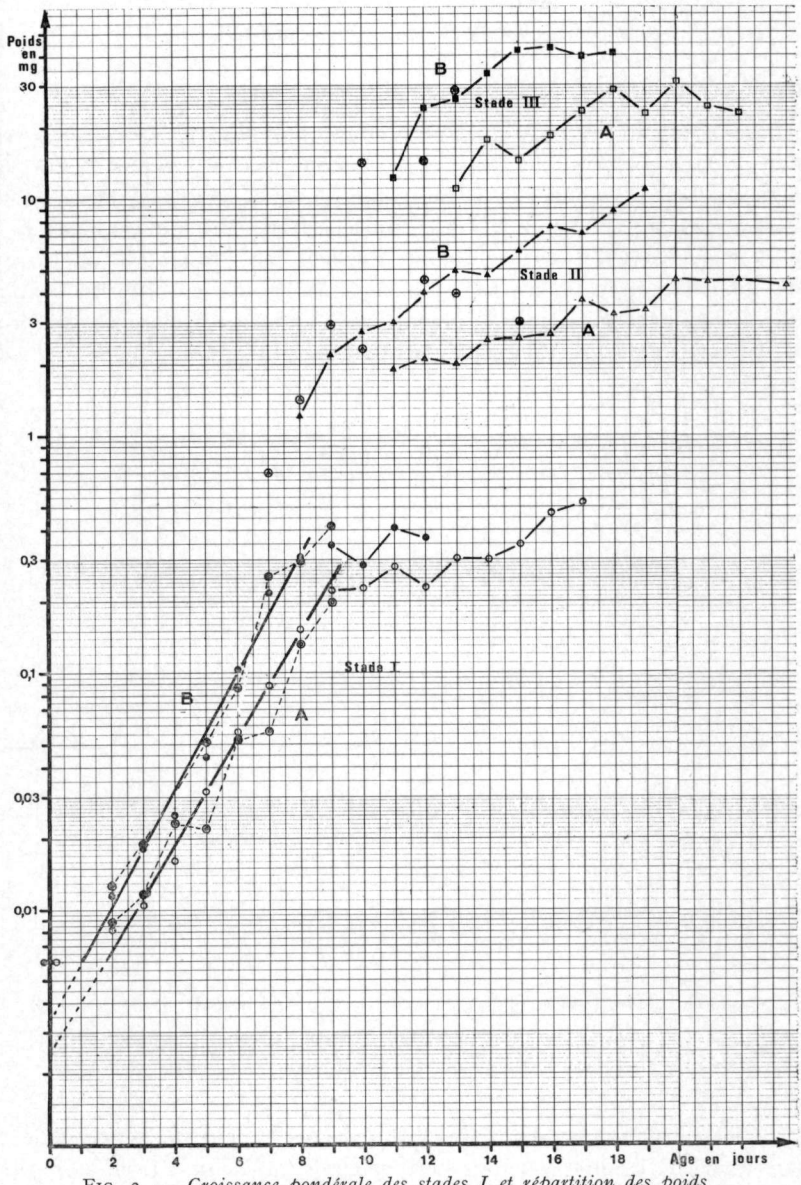

FIG. 3. — *Croissance pondérale des stades I et répartition des poids des stades II et III en fonction de l'âge de* P. caudata, *sur des hôtes parasités au début du dernier stade larvaire* (symboles blancs) *et au maximum de poids* (symboles noirs)

Chaque point représente la moyenne géométrique quotidienne des poids des larves de chaque stade. Pour le stade I les droites sont calculées à partir des valeurs individuelles (cf. tabl. 2). Les symboles encerclés représentent des moyennes obtenues lors d'infestations naturelles.

avant l'apparition des premiers stades II. A partir du neuvième jour le poids moyen des stades I n'évolue en effet que très lentement. Les ordonnées à l'origine des deux droites sont inférieures au poids de la larve néonate ($6 \pm 0{,}5$ µg) révélant une latence initiale d'environ 1 jour pour le lot A et deux jours pour le lot B.

c) *Stades II et III.*

Les mues se traduisent par de nettes discontinuités sur le graphique représentant l'ensemble de la population (fig. 3). Ces sauts sont dus, d'une part à l'importante prise de poids lors de la mue et, d'autre part, à la dissociation d'une population homogène en plusieurs sous-populations selon le critère stade qui est aussi un critère pondéral. Des courbes d'aspect semblable figurent dans le travail de ROBERTSON (1971) qui mesure indirectement la croissance de cochenilles en utilisant le marquage isotopique. L'évolution pondérale des deuxième et troisième stades suit une loi proche d'une loi arithmétique (tabl. 3, fig. 4). Ce phénomène pourrait résulter d'une croissance

TABLEAU 3

Valeurs numériques des paramètres de la relation $Y = a + b\,x$

Y : poids individuel des larves de *Phryxe caudata* en mg
x : âge des larves en jours
r : coefficient de régression
F table : valeurs limites de F au risque 5 p. 100

		Champ d'étude	b	a	r	t	Linéarité	
							F observé	F table
Stade II	A	11-22 j	0,335	— 1,857	0,43	4,3	$F_{10}^{72} = 10{,}2$	2,5
	B	8-19 j	0,685	— 3,841	0,65	6,5	$F_{10}^{48} = 4{,}6$	2,5
Stade III	A	13-20 j	2,820	— 23,875	0,42	2,7	$F_{6}^{29} = 2{,}28$	3,8
	B	11-15 j	6,903	— 58,820	0,45	4,1	$F_{61}^{3} = 5{,}09$	2,8

A et B représentent les deux types d'hôtes, parasités respectivement au début du dernier stade larvaire et au maximum de poids.

individuelle logarithmique et du renouvellement permanent de l'effectif de chaque stade. Les stades II comme les stades III apparaissent deux à trois jours plus tard dans le lot A que dans le lot B. Les courbes représentatives des stades III atteignent un palier qui correspond au poids moyen des larves en fin de croissance.

d) *Pupes.*

Les pupes des lots A et B ont un poids moyen respectif de 35,5 mg et 44,3 mg. Cette différence est hautement significative.

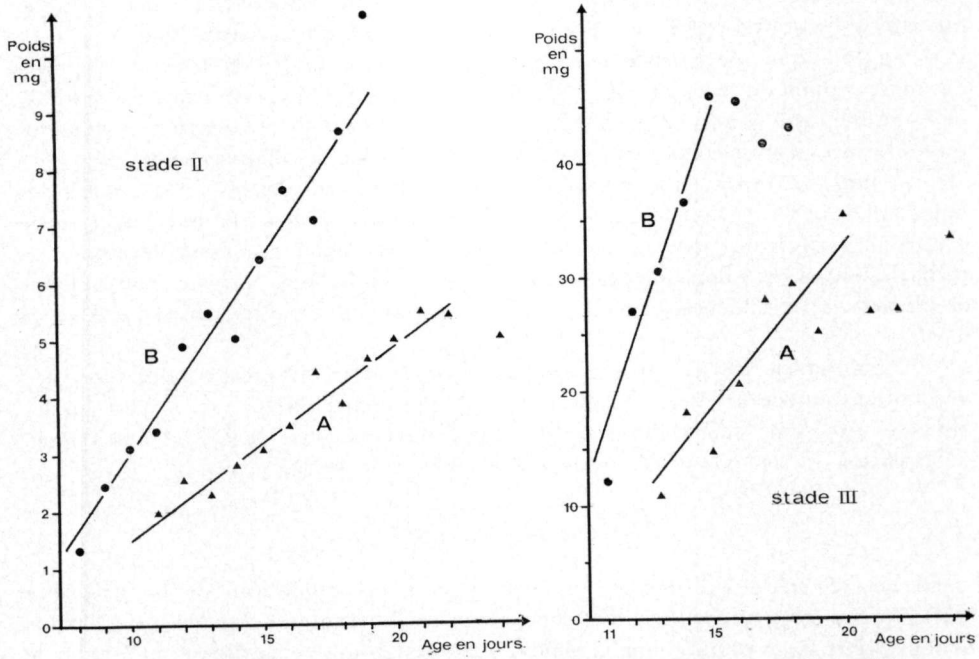

FIG. 4. — *Répartition des poids des stades II et III en fonction de l'âge de* P. caudata *sur des hôtes parasités au début du dernier stade larvaire* (▲——▲) *et au maximum de poids* (●——●)

Chaque point représente une moyenne arithmétique.
Les droites sont calculées avec l'ensemble des valeurs individuelles

TABLEAU 4

Étude des relations entre le poids des pupes de Phryxe caudata (P), *la durée de leur développement larvaire* (D) *et le poids des* Galleria mellonella *au moment de l'injection* (G) *sur des hôtes au début du dernier stade larvaire* (lot A) *et sur des hôtes au maximum de poids* (lot B)

N : nombre de mesures
b : pente
a : ordonnée à l'origine de la droite de régression

		N	*b*	*a*	*r*	*t*
P = *f*(D)	A	59	2,211	— 10,745	0,56	5,1
	B	61	— 0,635	54,862	— 0,11	0,43
P = *f*(G)	A	64	0,256	13,950	0,51	4,7
	B	79	0,119	21,450	0,53	7,1
G = *f*(D)	A	64	1,336	55,410	0,18	1,4
	B	79	— 1,673	214,9	— 0,06	0,5

L'existence d'une relation linéaire entre le poids des pupes et la durée de la vie larvaire a été testée (tabl. 4). Pour le lot B le coefficient de régression de — 0,11 ($t = 0,43$) indique une absence de liaison entre ces deux caractères : le poids des pupes est indépendant de la durée de la phase endoparasitaire. Au contraire, dans le lot A, on note une forte liaison entre le poids et la durée ($r = 0,56$; $t = 5,1$) ; les dernières pupes formées sont les plus lourdes et atteignent le poids de celles du lot B.

De plus, on retrouve une relation linéaire entre le poids des pupes et le poids des hôtes au moment de l'injection. Pour les deux lots les coefficients de corrélation de 0,51 ($t = 4,7$) et 0,53 ($t = 7,1$) montrent une liaison entre ces deux variables : le poids des pupes varie donc dans le même sens que le poids des *G. mellonella* au moment de l'injection ; l'influence du poids de l'hôte est plus importante dans le lot A ($b = 0,256$).

Enfin, dans le lot B, la durée de la vie endoparasitaire est indépendante du poids de l'hôte à l'injection ($r = — 0,06$; $t = 0,5$). Par contre dans le lot A c'est sur les hôtes les plus gros que la durée du développement larvaire semble la plus longue. Cette liaison est cependant à la limite de signification ($r = 0,18$; $t = 1,4$).

3. — *Développement de l'hôte*

L'hétérogénéité est souvent importante dans les populations de *G. mellonella* car les paramètres biologiques semblent suivre des fluctuations dans le temps. Nous avons essayé de les réduire mais il demeure que les groupes expérimentaux ont varié durant les sept mois sur lesquels s'est étalé ce travail.

Des *G. mellonella* non parasitées, utilisées comme témoins du lot A et qui, à ce titre, sont élevées à 21,5°C pendant le dernier stade larvaire atteignent leur poids maximum environ sept jours après la mue. Ce poids maximum est très variable, la moyenne se situant vers 160 mg. La nymphose intervient six à sept jours plus tard. Les *G. mellonella* parasitées au début du dernier stade larvaire ont une croissance pondérale comparable à celles des animaux non traités. Cependant la prise de poids est très faible au cours des deux jours suivant l'injection et ce retard de croissance va s'accentuant. Par rapport aux témoins le retard atteint en moyenne quatre jours au poids maximum de l'hôte et cinq jours à la mue nymphale.

Dans le lot B, les *G. mellonella*, élevées à 32°C jusqu'au poids maximum, parviennent en moyenne à un poids de 185 mg. L'injection du parasite et le passage à 21,5°C ne perturbent ni le filage ni la nymphose qui interviennent dans les délais normaux à cette dernière température. La perte de poids des chrysalides contenant un parasite est plus importante que celle des chrysalides saines (en moyenne 2,0 mg par jour au lieu de 1,5 mg).

III. — DISCUSSION

Dans ce paragraphe nous envisagerons successivement :

— l'influence du mode d'infestation sur la localisation et la croissance de *P. caudata* puis,

— les caractéristiques de la croissance de ce parasite et enfin,

— l'influence des qualités de l'hôte sur la durée du développement et la croissance pondérale de *P. caudata*.

1. — *Influence du mode d'infestation*

a) *Sur la localisation du parasite.*

Dans les hôtes infestés naturellement les larves du premier stade se rencontrent préférentiellement dans les derniers segments abdominaux : 72 p. 100 sont situés au niveau des segments sept à neuf (fig. 5). Il faut remarquer que cette localisation pourrait être influencée par le superparasitisme (jusqu'à 15 larves de stade I par hôte). L'inoculation artificielle qui a lieu dans la partie antérieure de l'abdomen conduit cependant à une répartition analogue. Ainsi, cette localisation, qui s'observe dès le deuxième jour après le parasitisme, est indépendante du point de pénétration de la larve. Un phénomène identique a été observé par FÜHRER et KILINCER (1972) chez les larves de *Pimpla*. Nous avons observé des larves de stade I de *P. caudata* à l'intérieur de la glande mandibulaire de *G. mellonella*, et ceci pour 1 à 2 p. 100 des larves, aussi bien dans le cas du parasitisme naturel qu'après inoculation. Il s'agit toujours de stades I jeunes. Cette localisation, anormale pour cette tachinaire, laisse à penser que les larves de *P. caudata* à l'intérieur de leur hôte se déplacent activement.

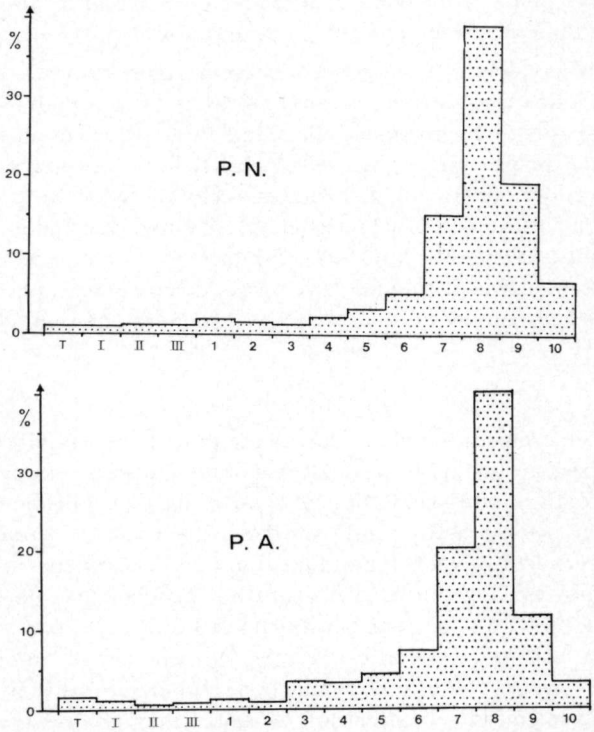

FIG. 5. — *Répartition des larves de premier stade de* P. caudata *dans leur hôte* G. mellonella, *après infestation naturelle* (PN) *et après injection du parasite* (PA)

Pour chaque segment de l'hôte (T : tête ; I, II et III : segments thoraciques ; 1 à 10 : segments abdominaux) le nombre de larves est exprimé en pourcentage du nombre total des parasites de chaque série. Les résultats ont été obtenus par dissection de 160 hôtes ayant fourni 405 parasites (PN) et 225 hôtes avec 1 parasite chacun (PA).

Généralement, dès le quatrième jour après le parasitisme, on retrouve les larves à l'intérieur des lobes adipeux.

b) *Sur la croissance du parasite.*

L'inoculation qui affecte légèrement la croissance des hôtes parasités au début du dernier stade larvaire ne modifie aucunement le développement de la larve de *P. caudata*. La croissance des larves injectées est identique à celle des larves déposées par les femelles (fig. 3).

2. — *Croissance de* P. caudata

a) *Les phases de la croissance.*

On peut reconnaître trois phases dans le développement global de *P. caudata* :

— une phase initiale très courte, au cours de laquelle on ne peut noter aucune prise de poids ; cette phase de latence pourrait correspondre à une prise de nourriture différée ;

— la deuxième phase correspond à la phase de croissance ; elle est exponentielle et traduit un temps de doublement du poids de 1,1 jour dans le lot B et de 1,4 jour dans le lot A ;

— la dernière phase correspond à un palier dû à la sortie des stades III qui, arrivés au terme de leur développement larvaire, ne sont plus alors pris en compte.

La croissance pondérale de *P. caudata* présente ainsi la particularité de suivre une loi uniforme, alors que, chez d'autres Diptères certains auteurs distinguent plusieurs phases au cours de la croissance elle-même : une première phase de croissance lente, suivie d'une phase dite « presque exponentielle » (HIGHTOWER *et al.*, 1972). Il faut noter que ce dernier travail, de même que celui de KINNEAR *et al.* (1971) étudie la croissance selon un modèle arithmétique. Il semblerait pourtant qu'un modèle semi-logarithmique soit mieux adapté aux résultats de ces auteurs : on se trouverait alors dans l'impossibilité de distinguer deux phases de croissance et la vitesse de croissance, certes plus lente au début qu'à la fin, correspondrait toujours au même temps de doublement.

b) *Les mues.*

Les courbes de croissance globale (fig. 2) présentent des irrégularités qu'on peut attribuer d'une part au fait qu'il ne s'agit pas d'une croissance individuelle mais de l'évolution pondérale d'une population et d'autre part au phénomène de mue. La mue, observée sur des élevages en milieu artificiel, semble se dérouler de la même façon que chez certains insectes aquatiques. Lors de la dernière mue larvaire, les Aeschnidés, étudiés par TESTARD (1968), peuvent absorber près de 50 p. 100 de leur poids d'eau, dont 10 à 15 p. 100 par le tube digestif et le reste par voie cuticulaire. Après la mue, un tiers de cette eau est rejetée. On peut penser que le processus est analogue chez *P. caudata* : la grande quantité de liquide absorbée avant la mue est rejetée en partie seulement à l'exuviation, le reste étant progressivement remplacé par de la matière vivante. Ainsi le poids de la larve après la mue I-II peut être de 20 à 30 p. 100 inférieur au poids maximum atteint juste avant cette dernière. Il demeure toutefois difficile de distinguer dans notre cas la part qui revient à la croissance vraie et celle due à l'absorption de liquide.

c) *La pupaison.*

Les stades III qui viennent de quitter leur hôte forment rapidement leur puparium, après avoir déféqué. La défécation et la deshydratation liée à la formation du puparium entraînent une perte de poids de 6 à 10 p. 100 dans les 24 heures suivant la sortie. La phase dite « stade ambulatoire » (wandering stage) que KINNEAR (1971) a décrite chez *Calliphora stygia* se retrouve donc chez *P. caudata* avec cependant une incidence plus faible sur la perte de poids (20 p. 100 dans le cas de *C. stygia*) ; mais il faut noter que cette phase ne dépasse pas 24 heures chez *P. caudata* alors qu'elle se prolonge 4 jours chez *C. stygia*. La défécation de la tachinaire que nous avons étudiée est sans commune mesure avec celle observée chez certains Hyménoptères parasites grégaires où elle atteint 50 p. 100 du poids de la larve mûre (BOULETREAU, 1972).

Dans ce dernier cas il faut remarquer que l'anus n'est pas fonctionnel à l'état larvaire, ce qui explique l'importance de l'unique défécation. Cela explique aussi, comme le souligne GROSCH (1948), la très rapide prise de poids des larves qui est la résultante de la croissance proprement dite et de l'accumulation de matières dans un intestin clos.

3. — *Influence de l'hôte sur le parasite*

Les endoparasites dont l'hôte est à la fois source d'aliments et milieu de vie peuvent être affectés par toutes les modifications, naturelles ou pathologiques, subies par ce dernier. Les influences de ces modifications sur le développement du parasite ont été surtout étudiées chez les Hyménoptères. En ce qui concerne plus particulièrement l'influence de l'âge et du poids de l'hôte, les résultats varient selon les espèces. La durée de développement de certains Hyménoptères est plus courte sur des hôtes plus jeunes (VINSON, 1972) et les imagos obtenus sont plus gros (WYLIE, 1963, 1964). Mais, généralement le développement est plus long chez les hôtes les plus jeunes (JONES et LEWIS, 1971 ; VINSON et BARRAS, 1970 ; NOBLE et GRAHAM, 1966 ; CORBET, 1968). Il est souvent difficile de distinguer l'influence du poids de celle de l'âge dans le cas des hôtes larvaires, les larves les plus grosses étant aussi les plus âgées. Les résultats sur ce sujet sont plus rares et beaucoup plus fragmentaires à propos des Tachinaires ; MELLINI (1969) a eu le mérite de les exposer de façon synthétique.

a) *Durée du développement larvaire.*

Le développement larvaire de *P. caudata* est plus long dans les hôtes infestés au début du dernier stade larvaire que dans ceux infestés à leur poids maximum. De plus, le développement le plus rapide (lot B) produit les pupes les plus lourdes. BURRELL (1931) avait déjà montré que *Dexia ventralis* a un développement raccourci de un à deux jours sur la prépupe de *Popilia japonica* par rapport au développement sur la larve, et que, là aussi, les imagos les plus grands correspondaient au développement larvaire le plus court. La liaison entre des hôtes âgés et un développement larvaire court du parasite est la règle chez les Tachinaires étudiées jusqu'ici. Ainsi, SCARAMUZZA (1930) et BETBEDER-MATIBET (1967) ont montré que *Lixophaga diatraea* et *Diatraeophaga striatalis* présentent un développement plus long sur les chenilles de « Borers » plus petites (ces chenilles correspondent à des chenilles plus jeunes). Les adultes d'*Exorista mella* sont plus grands lorsqu'ils se sont développés sur des hôtes plus gros (ADAM et WATSON, 1971). MELLINI (1962) a démontré que chez

Steiniella callida la durée du développement varie de façon quasi continue de neuf à quatre jours sur *Melasoma populi* parasité du stade I au stade nymphal. Par contre, chez cette Tachinaire, le raccourcissement du développement larvaire s'accompagne d'un nanisme de l'imago (MELLINI et BARONIO, 1971).

b) *Croissance pondérale.*

Les différences dans les durées du développement larvaire du parasite, selon l'âge de l'hôte, pourraient s'acquérir progressivement tout au long de la croissance. Cette hypothèse n'est pas compatible avec le ralentissement brutal de croissance observé de neuf à douze jours chez *P. caudata* élevée sur des hôtes jeunes (fig. 2). L'étude de la répartition dans le temps des classes de poids de *P. caudata* a permis d'analyser plus finement les étapes du développement (fig. 1).

Stades I et *II.*

L'âge de l'hôte ne semble pas influer sur le poids des parasites au moment des mues : la mue I-II a lieu à un poids de 0,8 à 1 mg et la mue II-III aux environs de 10 mg. La différence entre les durées du stade I des deux lots est due à deux phénomènes : une latence au départ et un ralentissement de la croissance dans le lot A. Selon l'hôte, la latence est de un ou deux jours, mais ensuite la croissance suit des lois semblables jusqu'à un poids de 0,1 mg. Pour le lot B la croissance se poursuit selon la même loi, mais pour le lot A on observe, de 0,1 à 0,3 mg, un important ralentissement de la prise de poids accompagné d'une hétérogénéisation de la population. La prise de poids entre 0,1 et 0,3 mg dure environ quatre fois plus longtemps dans la population A que dans la population B (fig. 1). Ce phénomène ne peut pas être relié à un changement de stade de l'hôte car on rencontre, au même âge, indifféremment des stades II, et des stades I de moins de 0,3 mg, dans des larves mobiles et dans des chrysalides de *G. mellonella.* De la fin du stade I au début du stade III, les parasites des deux lots se comportent de la même façon, le lot A conservant l'hétérogénéité acquise. Pour ce dernier lot la prise de poids reprend, après son ralentissement, un rythme de croissance analogue à celui qu'elle avait auparavant (fig. 3) ; il est cependant plus faible que celui observé pour la courbe globale du lot B. (tabl. 2).

Stade III et pupe.

Le stade III, de courte durée dans le lot A, se prolonge au contraire dans le lot B. Ainsi chez *P. caudata* élevées sur *G. mellonella* inoculées au début du dernier stade larvaire on constate un allongement de six jours du premier stade et un raccourcissement de trois jours du troisième stade, conduisant à un retard d'environ trois jours sur le développement larvaire global par rapport aux parasites élevés sur les hôtes injectés au maximum de poids. Dans le lot B, le stade III prolongé pendant lequel la prise de poids est plus rapide conduit à l'obtention de larves mûres de poids plus élevé que dans le lot A. Le poids des pupes des deux lots est significativement différent. A l'intérieur de chaque lot, les hôtes les plus gros produisent les pupes les plus grosses. C'est dans le lot A que l'influence de l'hôte est la plus nette : les hôtes les plus gros semblent permettre un stade III plus long et produisent des pupes plus grosses. Par contre, dans le lot B, l'hôte n'aurait pas d'influence sur la durée du dernier stade larvaire, ce que montre l'absence de liaison entre la durée du développement et les poids d'une part de l'hôte à l'injection et d'autre part de la pupe.

Chez les *G. mellonella* injectées au début du dernier stade larvaire, il semble que la taille et la qualité de l'hôte influent sur le parasite en conduisant à des variations importantes dans la durée du développement larvaire et le poids des pupes obtenues. Par contre, les *G. mellonella*, inoculées au maximum de poids, offrent toutes une quantité et une qualité de matière permettant à coup sûr le développement optimal du parasite. Par contre, seuls les meilleurs hôtes du lot A sont comparables à ceux du lot B.

CONCLUSION

La croissance larvaire de *P. caudata*, de type exponentiel, conduit, dans les meilleures conditions étudiées, à une multiplication par 10 000 du poids de la larve néonate, en une quinzaine de jours. Ceci représente une croissance rapide, si on la compare à celle d'autres insectes, parasites ou non. La larve de *D. melanogaster* ne multiplie guère son poids que par 150 (BAKKER, 1959). Chez *P. puparum*, la larve mûre, avant défécation, représente 2 000 fois le poids de la néonate. Pour *Anthophora retusa* (Apide), *Sphinx ligustri*, *Bombyx mori* et *Cossus cossus* (Lépidoptères) le rapport entre le poids des larves complètement développées et celui de la néonate est respectivement de 1 020, 9 976, 10 500 et 72 000 (IMMS, 1960). Dans le cas de cette dernière espèce cependant, il faut remarquer que la larve vit trois ans.

Le premier stade larvaire de *P. caudata* est caractérisé par la possibilité d'une latence plus ou moins longue au départ et d'un ralentissement, sinon un arrêt de développement, au cours de ce stade.

Le deuxième stade larvaire, de par sa rapidité et sa stabilité, apparaît bien comme un stade de transition tel que le définit PANTEL (1910). C'est au cours du troisième stade que se déterminent les caractéristiques pondérales des pupes. Comme chez les autres tachinaires le développement est plus court sur les hôtes les plus âgés. Chez *P. caudata* ce raccourcissement du développement larvaire global, qui correspond en fait à un stade III plus long conduit à l'obtention des pupes les plus grosses.

Cette étude a été limitée au cas du parasite solitaire ; le superparasitisme est susceptible de modifier la croissance de chaque individu. Les résultats isolés que nous avons obtenus à ce propos semblent montrer une accélération du début du développement et une réduction du poids des pupes. De plus, il semble se produire, au stade II surtout, une importante mortalité tendant à réguler le nombre des parasites lorsque celui-ci atteint des valeurs trop élevées.

Il serait enfin du plus grand intérêt de pouvoir comparer ces données acquises au laboratoire sur un hôte de remplacement avec celles qu'on pourrait obtenir sur l'hôte naturel *Thaumetopoea pityocampa*.

Reçu pour publication en novembre 1973.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier conjointement MM. BILIOTTI et LAVIOLETTE pour les conseils prodigués lors de la réalisation et de la rédaction de ce travail.

SUMMARY

DEVELOPMENT AND PONDERAL GROWTH OF *PHRYXE CAUDATA* ROND. (*DIPTERA TACHINIDAE*) ON *GALLERIA MELLONELLA* L. (*LEPIDOPTERA*). INFLUENCE OF THE HOST AGE

The growth of *Phryxe caudata* on the laboratory host *Galleria mellonella* was studied owing to a new method which easily allows the injection of a single new-hatched larva in a known aged host. The young inoculated larvae, as those naturally laid, are localized in the 7th to 9th abdominal segments of host caterpillar. Likewise, the parasite growth is the same with both modes of infestation. The larval weight growth is exponential and shows a doubling time of 1,1 or 1,4 day according to the host. The whole larval development lasts a mean time of 20,4 days on the *G. mellonella* inoculated at the beginning of the last larval instar (A hosts) and 17,3 days on the hosts inoculated at the maximum weight (B hosts). This difference is the result of an average lengthening of 6 days of the Ist instar, compensated by a 3 day shortening of the IIIrd one, in the A hosts. The larval moultings happen at the same weight whatever the host age may be, i.e. 0,8 to 1 mg for the first moulting and about 10 mg for the second. The pupal weight depends on the duration of the IIIrd instar, so that the pupae rised from A hosts have a mean weight of 35,5 mg and those from B hosts 44,3 mg. So, the new hatched larva multiplicates its weight during its growth by about 10 000.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM D. S., WATSON T. F., 1971. Adult biology of *Exorista mella*. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **64**, 146-149.

BAKKER K., 1959. Feeding period, growth, and pupation in larvae of *Drosophila melanogaster*. *Entomol. exp. appl.*, **2**, 171-186.

BENNETT F. D., SIMMONDS F. J., 1967. Alternative laboratory hosts for Tachinid parasites of *Diatraea*. *Proc. Br. W. Indies. Sug. Technol.*, 1966, 1, 311-313.

BETBEDER-MATIBET M., 1967. Note sur la biologie de *Diatraeophaga striatalis* TOWSEND tachinaire parasite de *Proceras sacchariphagus* BOJ. *Entomophaga*, **12**, 161-173.

BILIOTTI E., 1956. Biologie de *Phryxe caudata* RONDANI (*Dipt. Larvaevoridae*) parasite de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF.). *Rev. Pathol. veg. Entomol. agric.*, **35**, 50-65.

BONNOT G., DELOBEL B., 1969. Étude de la nutrition azotée de *Phryxe caudata* R. Tachinaire parasite de *Thaumetopoea pityocampa*. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 595-605.

BOULETREAU M., 1968. Premiers résultats de l'élevage des larves d'un Hyménoptère chalcidien (*Pteromalus puparum* L.) sur hémolymphe de Lépidoptère. *Entomophaga*, **13**, 217-222.

BOULETREAU M., 1972. Développement et croissance larvaires en conditions semi-artificielles et artificielles chez un hyménoptère entomophage : *Pteromalus puparum* L. (CHALC.). *Entomophaga*, **17**, 265-273.

BURREL R. W., 1931. *Dexia ventralis* ALDRICH, an imported parasite of the Japanese beetle. *J. agric. Res.*, **43**, 323-336.

CORBET S. A., 1968. The influence of *Ephestia kuehniella* on the development of its parasite *Nemeritis canescens*. *J. exp. Biol.*, **48**, 291-304.

DELOBEL B., 1970. *Galleria mellonella* L., hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* ROND. (*Dip. Larvaevoridae*) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 373-379.

DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1969. Élevage de *Phryxe caudata* ROND. (*Larvaevoridae*) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. sur un hôte de remplacement : *Galleria mellonella*. *C. R. Acad. Sci. Sér. D.*, **268**, 2436-2438.

FÜHRER E., KILINCER N., 1972. Die motorische Aktivität der endoparasitischen Larven von *Pimpla turionellae* L. und *Pimpla flavicoxis* THS. (Hym. Ichneum.) in der Wirtspupe. *Entomophaga*, **17**, 149-163.

GRENIER S., 1973. Influence de l'accouplement sur la descente des œufs dans l'utérus du parasite *Phryxe caudata* RONDANI (*Diptera Tachinidae*). *Ann. Zool. Écol. anim.* **5**, 379.384.

GROSCH D. S., 1948. Growth in *Habrobracon*. *Growth*, **12**, 243-254.

HIGHTOWER B. G., SPATES G. E., GARCIA J. J., 1972. Growth and critical size at Pupation for Larvae of the Screwworm Developing in Fresh Wounds. *J. econ. Entomol.*, **65**, 1349-1352.

IMMS A. D., 1960. *A general Textbook of Entomology*, 230, 9e éd., Methuen and Co L. T. D., London, Dutton E. P. and Co I. N. C. New-York.

JONES R. L., LEWIS W. J., 1971. Physiology of the host-parasite relationship between *Heliothis zea* and *Microplitis croceipes* . *J. Insect. Physiol.*, **17**, 921-927.

KINNEAR J. F., MARTIN M.-D., THOMPSON J. A., NEUFELD G. J., 1968. Developmental changes in the late larva of *Calliphora stygia*. I. Haemolymph. *Aust. J. biol. Sci.*, **21**, 1033-1045.

MELLINI E., 1962. Studi sui Ditteri Larvevoridi X. Influenze degli stadi postembrionali dell'ospite (*Melasoma populi* L.) sul ritmo di sviluppo del parassita (*Steiniella callida* MEIG.). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, **26**, 161-177.

MELLINI E., 1969. Studi sui Ditteri Larvevoridi. XX. Influenze esercitate dalla vittima sul parassita. *Mem. Soc. entomol. ital.*, **48**, 324-350.

MELLINI E., BARONIO P., 1971. Ricerche sulla variabilita megetica del parassita in relazione allo stadio in cui l'ospite viene contaminato. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, **30**, 89-102.

NOBLE L. W., GRAHAM H. M., 1966. Behavior of *Campoletis perdistinctus* (VIERECK) as a Parasite of the Tabacco Budworm. *J. econ. Entomol.*, **59**, 1118-1120.

PANTEL J., 1910. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. *La cellule*, **26**, 27-216.

PLANTEVIN G., Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella*. Mues, croissance et développement (en préparation).

RISCO BRICEÑO S. H., 1954. La mosca indigena *Paratheresia claripalpis* W. en el control biologico de *Diatraea saccharalis* FABR. en el Peru. *Soc. Nat. agr. Com. Prod. Azucar.*, 1-31.

ROBERTSON G., 1971. Marking red-scale with carbon-14 and its effect on reproduction and survival. *Entomol. exp. appl.*, **14**, 449-456.

SALT G., 1955. Experimental studies in insect parasitism. VIII. Host reactions following artificial parasitization. *Proc. R. Soc., Scr. B.*, **144**, 380-398.

SCARAMUZZA L. C., 1930. Preliminary report on a study of the biology of *Lixophaga diatraeae* TNS. *J. econ. Entomol.*, **23**, 999-1004.

SCHNEIDER F., 1950. Die Entwicklung des Syrphidenparasiten *Diplazon fissorius* GRAV. (Hym., Ichneum.) in uni-, oligo-und polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapauselarven durch *Diplazon pectoratorius* GRAV. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **23**, 155-194.

TESTARD P., 1968. *Developpement et productivité des larves* d'Aeschnidae. Thèse Doct. Spécialité, Écologie, Paris, 51 p.

VINSON S. B., 1972. Effect of the parasitoid, *Campoletis sonorensis* on the growth of its host, *Heliothis virescens*. *J. Insect Physiol.*, **18**, 1509-1514.

VINSON S. B., BARRAS D. J., 1970. Effects of the parasitoid, *Cardiochiles nigriceps*, on the growth, development, and tissues of *Heliothis virescens*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 1329-1338.

WYLIE H. G., 1963. Some effects of Host Age on Parasitism by *Nasonia vitripennis* (WALK.) (*Hymenoptera* : *Pteromalidae*). *Can. Entomol.*, **95**, 881-886.

WYLIE H. G., 1964. Effect of Host Age on Rate of Development of *Nasonia vitripennis* (WALK.) (*Hymenoptera* : *Pteromalidae*). *Can. Entomol.*, **96**, 1023-1027.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 81-96.

INFLUENCES RESPECTIVES DE LA PLANTE-HOTE ET DE LA COPULATION SUR LA LONGÉVITÉ, LA PONTE, LA PRODUCTION OVARIENNE ET LA FERTILITÉ DES FEMELLES D'*ACROLEPIA ASSECTELLA* ZELL. (*LEPIDOPTERA : PLUTELLIDAE*)

E. THIBOUT

Laboratoire d'Écologie expérimentale,
Université François-Rabelais,
37200 Tours

RÉSUMÉ

Les influences de la copulation et de la plante-hôte sur la longévité, la ponte, la production ovarienne et la fertilité ont été étudiées sur différents lots de teigne du poireau. Ces lots sont formés de femelles, accouplées ou vierges, placées en présence ou non du poireau ou encore, en présence de la seule « odeur » du végétal.

La copulation déclenche la ponte, accroît la production ovarienne et diminue la longévité. Le contact avec le poireau stimule l'émission et la vitellogenèse chez les fécondées comme chez les vierges ; de plus, en « fixant » les femelles, il pourrait prolonger la durée de vie. L' « odeur », seule, n'a que peu d'action. La fertilité, très élevée sur l'ensemble de la ponte, diminue avec l'âge des femelles. Entre les deux accouplements successifs d'un même mâle, le premier peut, dans certains cas seulement, être plus stimulant que le second. Il ne semble pas y avoir de stimulation de la production ovarienne par la ponte.

INTRODUCTION

Comme le souligne ENGELMANN (1970), la fécondité des femelles d'insectes d'une même espèce est très variable. Un grand nombre de facteurs peuvent agir sur cette fécondité. Chez la teigne du poireau, *Acrolepia assectella*, l'importance de la température (MEUDEC, 1966), de la plante-hôte (CADEILHAN, 1965 *a* et *b*, RAHN, communication personnelle) et de la copulation (THIBOUT, 1969) sur la ponte et la vitellogenèse ont été mises en évidence.

Seulement, certaines études ne tiennent pas compte de la possibilité qu'ont les femelles vierges de pondre ; d'autres études ne s'attachant qu'à la ponte globale concernant toute la vie des femelles, négligent l'analyse quotidienne. Enfin, la fertilité, facteur essentiel pour la survie de l'espèce, n'est jamais abordée. Aussi, nous proposons-nous d'étudier la ponte, la vitellogenèse et la fertilité en fonction du vieillissement des femelles et de l'état sexuel antérieur du mâle. D'autre part, nous essayerons de déterminer les rapports entre la ponte et la vitellogenèse.

Le terme de fécondité ayant des sens parfois très divers, nous l'évitons et utilisons le terme de ponte comme l'ensemble des ovocytes et œufs émis pendant une période déterminée. La ponte plus les ovocytes chorionés en rétention à la mort de la femelle constitue la production ovarienne.

MÉTHODES

Le matin suivant l'émergence, chaque femelle vierge, âgée de moins de 24 heures est introduite isolément, ou en présence d'un mâle, dans une cage cylindrique de polystyrène de 75 cm^3, contenant ou non un morceau de limbe de poireau de 8 cm^2 environ, coupé depuis une heure.

Après 24 heures de cohabitation, le mâle est tué. Chaque jour le total des œufs émis est dénombré, le fragment de poireau renouvelé et conservé 4 jours pour pouvoir différencier les œufs viables et non viables. En effet, à 25°C, l'œuf mettant 4 jours pour éclore (LABEYRIE, 1956), on considère comme non viable un œuf n'ayant aucun développement embryonnaire apparent.

Les expériences se poursuivent jusqu'à la mort des femelles dans des enceintes climatisées conservant les conditions de développement larvaire (25° constant, 70 p. 100 d'hygrométrie, 14 heures de lumière par jour).

Chaque femelle est alors disséquée, les ovocytes chorionés encore en rétention dénombrés. Copulation et insémination sont mises en évidence par la présence d'une part d'un spermatophore dans la bourse copulatrice et, d'autre part de spermatozoïdes dans la spermathèque. En effet, chez *Acrolepia assectella*, de rares accouplements ont lieu avec seulement introduction du sperme actif ou encore avec formation d'un spermatophore sans migration du sperme (THIBOUT, 1969).

Quel que soit l'état ovarien des femelles à leur mort, aucun ovocyte chorioné en résorption n'a été observé. Aussi, le nombre total des ovocytes chorionés est-il bien représentatif de la production ovarienne.

Les expériences destinées à examiner l'influence de l'activité sexuelle des mâles sont conduites suivant le même protocole, mais le mâle n'est tué que le troisième jour, après une nouvelle cohabitation de 24 heures avec une seconde femelle vierge (rang II) âgée de un jour au plus. Seules sont examinées les performances des femelles de rangs I et II accouplées avec des mâles ayant copulé les deux nuits consécutives. Enfin, dans une dernière série, les femelles n'étaient pas en contact direct avec le végétal, mais placées dans les cages cylindriques disposées dans une boîte contenant des morceaux de limbe, similaires à ceux décrits précédemment, renouvelés quotidiennement (fig. 1).

Les comparaisons ont porté sur les lots suivants :

— lot a : femelles disséquées au plus tard 12 heures après l'émergence ;
— lot b : femelles vierges sans poireau ;
— lot c : femelles vierges avec poireau ;
— lot d : femelles vierges avec « odeur » ;
— lot e : femelles fécondées sans poireau ;
— lot f : femelles fécondées avec poireau ;
— lot g : femelles fécondées avec « odeur » ;
— lot h 1 et i 1 : femelles fécondées de rang I avec poireau ;
— lot h 2 et i 2 : femelles fécondées de rang II avec poireau.

Les lots h et i proviennent de deux expériences faites à un an d'intervalle (novembre 1971 et décembre 1972). Il s'agit donc de générations différentes et par conséquent de populations différentes.

La fertilité est suivie dans les lots h 1 et h 2 (de décembre 1972).

Des différents lots de femelles fécondées avec poireau, la dissection permet d'isoler un lot j

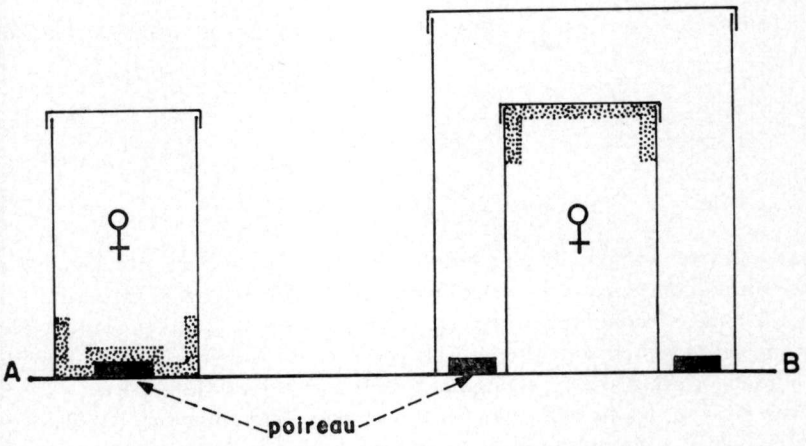

FIG. 1. — *Schéma des cages d'expérience*
(en grisé, emplacements où sont déposés les œufs)

A : cage contenant un morceau de poireau ;
B : cage avec poireau à l'extérieur permettant à la femelle de percevoir certaines « odeurs » de poireau.

TABLEAU I

Longévité en jours de différents lots de femelles

Les test *t* entre les différents lots sont les suivants (NS : non significatif ; S : significatif au seuil de 5 p. 100 et HS : hautement significatif, significatif au seuil de 1 p. 100)

b-e : t = 0,19 NS
c-f : t = 10,23 HS
c-j : t = 0,72 NS
d-g : t = 1,82 NS
b-d : t = 2,44 S
e-f : t = 3,30 HS
e-g : t = 3,10 HS

		Lot	Nombre de femelles	Longévité		
				Total	Écart-Type	Moyenne
♀ vierges	sans poireau	b	60	556	2,0	9,3
	avec poireau	c	59	980	3,7	16,6
	avec « odeur »	d	59	507	1,9	8,6
♀ fécondées	sans poireau	e	60	552	2,1	9,2
	avec poireau	f	63	667	2,5	10,6
	avec « odeur »	g	61	474	2,9	7,8
♀ ayant copulé, non inséminées avec poireau		j	7	122	2,5	17,4

composé de quelques femelles ayant copulé mais chez lesquelles il n'y a pas migration des spermatozoïdes vers la spermathèque.

Pendant toute la durée des expériences, les adultes ne reçoivent ni alimentation, ni boisson.

RÉSULTATS

1. — *Étude de la longévité*

La longévité des femelles est étudiée en fonction de l'activité sexuelle et de la présence ou non de poireau. Les résultats sont consignés dans le tableau 1.

Les femelles, fécondées ou non, mises en présence de poireau, vivent plus longtemps que celles qui en sont privées. La présence d' « odeur » semble, dans les deux cas, diminuer la longévité par rapport à l'absence totale de poireau.

Avec poireau, les femelles vierges vivent plus longtemps que les femelles fécondées ; mais s'il y a copulation sans insémination (lot j), la longévité n'est pas significativement différente de celle des femelles vierges.

Enfin, il n'y a pas de différence dans les deux expériences réalisées entre les femelles de rang I et les femelles de rang II (h 1 et h 2 = 9,6 et 9,1 jours ; t = 0,97 NS ; i 1 et i 2 = 12,7 et 12,4 ; t = 0,34 NS).

2. — *Étude de la ponte*

Les distributions hétérogènes des femelles des lots g et *c* en fonction de leur ponte totale (fig. 2) nous ont conduit à distinguer à l'intérieur de ces deux lots deux groupes de femelles : d'une part les femelles n'ayant pas pondu (g 1 et c 1), d'autre part, les femelles ayant pondu au moins un œuf (g 2 et c 2). Dans le lot e, 4 femelles seulement sur 60 ont pondu (1, 17, 25 et 102 œufs). En raison de leur faible nombre, nous avons exclu de notre analyse du lot ces femelles dont le comportement était très différent. De tels individus « émancipés » se retrouvent chez d'autres espèces d'insectes (LABEYRIE, 1968).

Dans un premier temps, la ponte a été analysée quantitativement (tabl. 2). La présence de la plante-hôte favorise la ponte puisque seules certaines femelles vierges mises en présence de poireau pondent (lot c 2). Pour les femelles fécondées, les résultats sont en accord avec ceux de CADEILHAN (1965 *a*) ; le support de ponte favorise le dépôt des œufs. Cependant, la comparaison des lots g 2 et f montre que les stimulus olfactifs peuvent suffire à 50 p. 100 des femelles fécondées, bien que le niveau normal ne soit pas atteint (tabl. 2 et fig. 2).

Les pontes quotidiennes moyennes sont comparées, toujours en présence de poireau, chez les femelles vierges et chez les femelles accouplées, avec et sans insémination (lots c 2, f et j ; fig. 3). Les femelles ne pondent pratiquement pas la nuit de la copulation ; mais, dès la nuit suivante, la ponte est très importante s'il y a eu insémination, alors que seuls quelques œufs sont déposés (24 fois moins) pour les femelles non inséminées. Chez ces dernières femelles, la ponte, après avoir été très légèrement stimulée par l'introduction du spermatophore, décroît et l'effectif de ponte total ne dépasse pas celui des femelles vierges qui ne pondent qu'à la fin de la vie. Ceci confirme le faible rôle joué par le seul spermatophore sur la ponte (THIBOUT

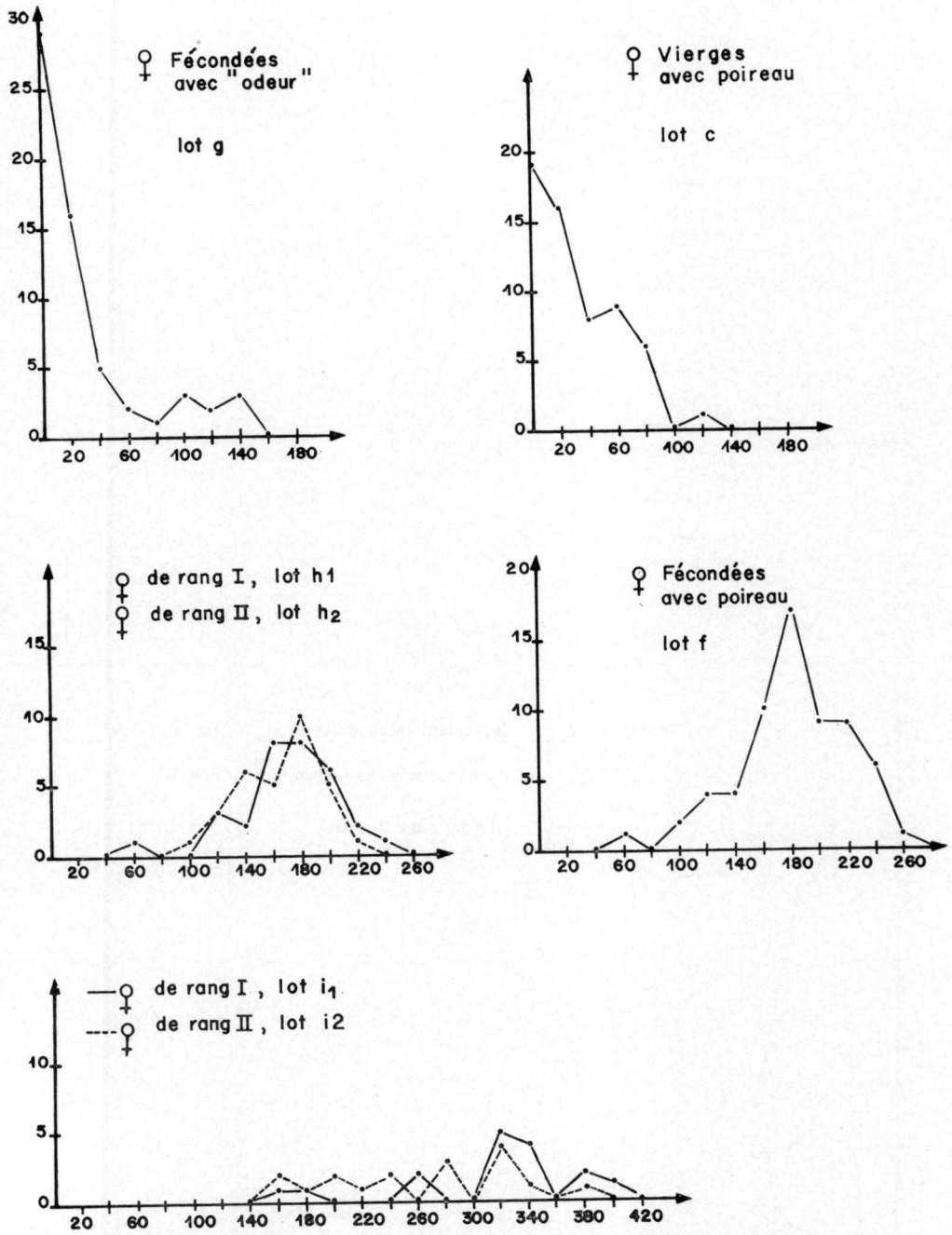

FIG. 2. — *Distribution des différents lots de femelles en fonction de la ponte totale*
en abcisse : nombre d'œufs pondus
en ordonnée : nombre de femelles

TABLEAU 2

Ponte des différents lots de femelles

Test t (voir explication tabl. 1).

c2-j : $t = 0{,}06$ NS h1-h2 : $t = 0{,}83$ NS
c2-g2 : $t = 2{,}09$ S i1-i2 : $t = 2{,}53$ S

		Lots	Nombre de femelles	Ponte		
				Total	Écart-type	Moyenne
♀ vierges	sans poireau	b	60	0	0	0
	avec poireau	c1 c2	19 40	0 1266	0 25,9	0 31,6
	avec « odeur »	d	59	0	0	0
♀ fécondées	sans poireau	e	56	0	0	0
	avec poireau	f	63	10830	38,5	171,7
	avec « odeur »	g1 g2	29 32	0 1276	0 45,1	0 39,8
	Rang I avec poireau	h1 i1	31 16	4989 4830	35,4 61,3	159,2 301,9
	Rang II avec poireau	h2 i2	31 16	4855 3890	39,1 65,5	151,7 243,1
♀ ayant copulé, non inséminées avec poireau		j	7	218	17,3	31,1

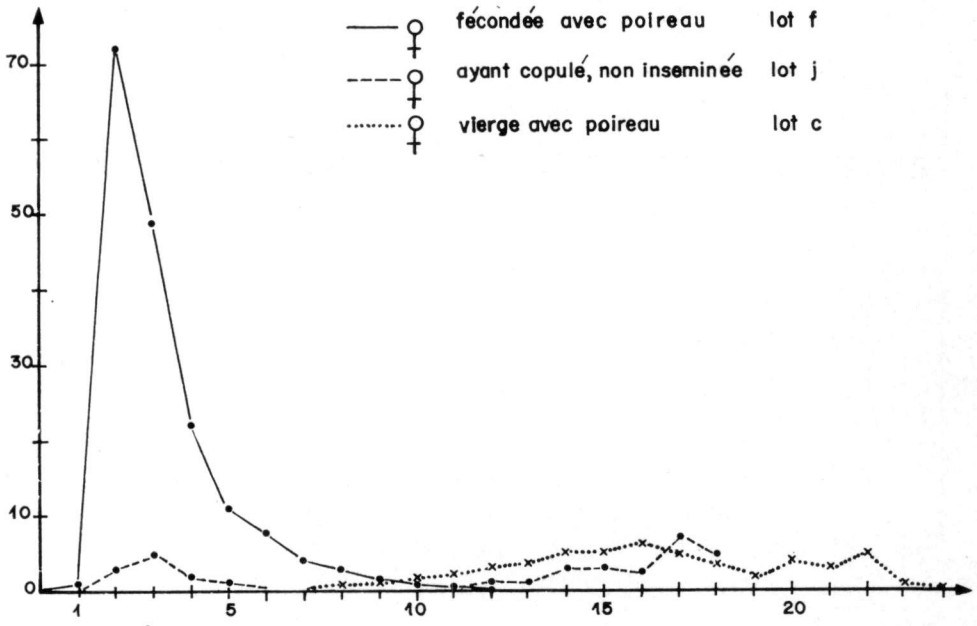

FIG. 3. — *Évolution de la ponte moyenne quotidienne de différents lots en fonction de l'âge des femelles*

en abcisse : âge des femelles en jours
en ordonnée : nombre d'œufs pondus par jour et par femelle

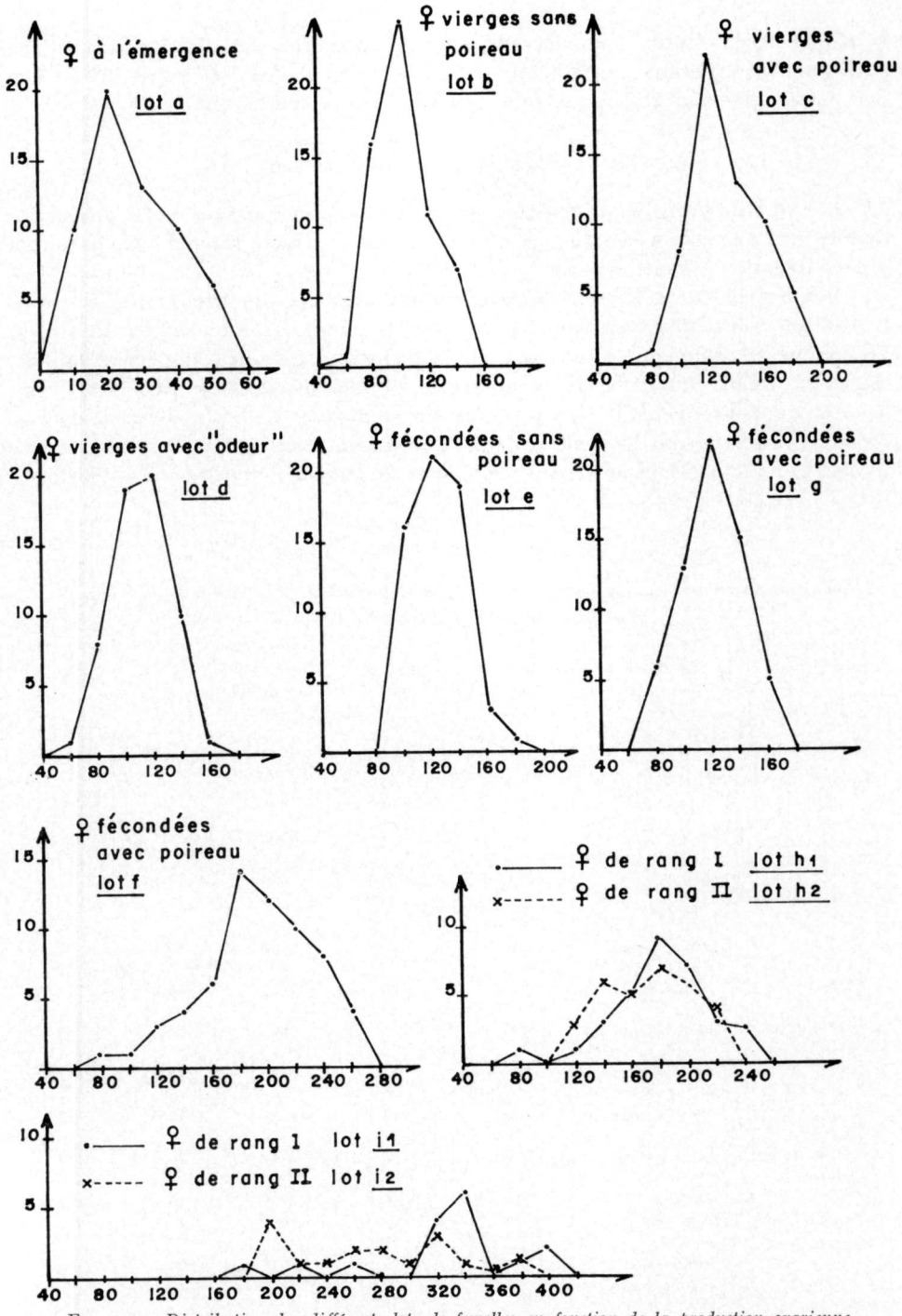

FIG. 4. — *Distribution des différents lots de femelles en fonction de la production ovarienne*

en abcisse : nombre total d'ovocytes chorionés
en ordonnée : nombre de femelles

et RAHN, 1972). Enfin, l'influence du rang de copulation est difficile à établir, les résultats obtenus étant contradictoires (tabl. 2 et fig. 2). Les lots h 1 et h 2 ne sont pas significativement différents, alors que les lots i 1 et i 2 le sont.

3. — *Étude de la production ovarienne*

Les distributions des différents lots de femelles en fonction de la production ovarienne étant homogènes (fig. 4), chaque lot est considéré comme composé d'une seule catégorie de femelles.

Les femelles de teigne du poireau, élevées dans les conditions précisées antérieurement, contiennent en moyenne 22 ovocytes chorionés à l'émergence (tabl. 3). Ce nombre est fonction, entre autres, de la température de développement larvaire (MEUDEC, 1966). Durant la vie de la femelle, en l'absence des stimulations étudiées, la vitellogenèse se poursuit ; il y a production d'un stock de base moyen de 93 ovocytes chorionés (lot b). La seule « odeur » du poireau, chez les femelles vierges et les fécondées n'est pas suffisante pour augmenter de façon significative la vitellogenèse (lots b-d et g-e).

TABLEAU 3

Production ovarienne des différents lots de femelles (observations à la mort des femelles)
Test *t* (voir explication tabl. 1) :

b-e : $t = 6{,}42$ HS
b-d : $t = 1{,}88$ NS
c-j : $t = 1{,}42$ NS
d-g : $t = 2{,}67$ HS
e-g : $t = 1{,}27$ NS
h1-h2 : $t = 0{,}86$ NS
i1-i2 : $t = 3{,}29$ HS

		Lots	Nombre de femelles	Production ovarienne		
				Total	Écart-type	Moyenne
♀ à l'émergence		a	60	1315	12,6	21,9
♀ vierges	sans poireau	b	60	5556	19,4	92,7
	avec poireau	c	59	7153	25,6	122,6
	avec « odeur »	d	59	5895	21,8	99,9
♀ fécondées	sans poireau	e	60	6895	18,4	114,6
	avec poireau	f	63	11576	41,0	183,7
	avec « odeur »	g	61	6716	20,0	110,1
	Rang I	h1	31	5299	34,7	171,6
	avec poireau	i1	16	5006	57,4	312,9
	Rang II	h2	31	5079	30,2	163,8
	avec poireau	i2	16	4161	23,8	260,1
♀ ayant copulé, non inséminées avec poireau		j	7	770	30,5	108,6

Par contre, la fécondation avec ou sans « odeur » accroît le nombre d'ovocytes chorionés (lots b-e et d-g) ; de même, la présence du poireau stimule considérablement non seulement les femelles fécondées (lots f) comme l'a montré CADEILHAN (1965 *b*), mais, également, les femelles vierges (lots d).

Si on admet que le poireau permet de former 30 (123 — 93) nouveaux ovocytes et la fécondation 22 (115 — 93), il y a synergie entre plante-hôte et fécondation (fig. 5) puisque ces deux facteurs additionnés provoquent la maturation de 91 (184 — 93) nouveaux ovocytes et non de 52 (30 + 22).

Enfin, bien que la différence entre les lots c et j soit assez importante, celle-ci n'est pas significative ($t = 1{,}42$) sans doute à cause du faible effectif du lot j.

Quant au rôle du rang de copulation, l'examen du tableau 3 permet de faire les mêmes observations sur la production ovarienne et sur la ponte. Seuls les lots i 1 et i 2, dont la production ovarienne est anormalement élevée, présentent une différence statistiquement significative.

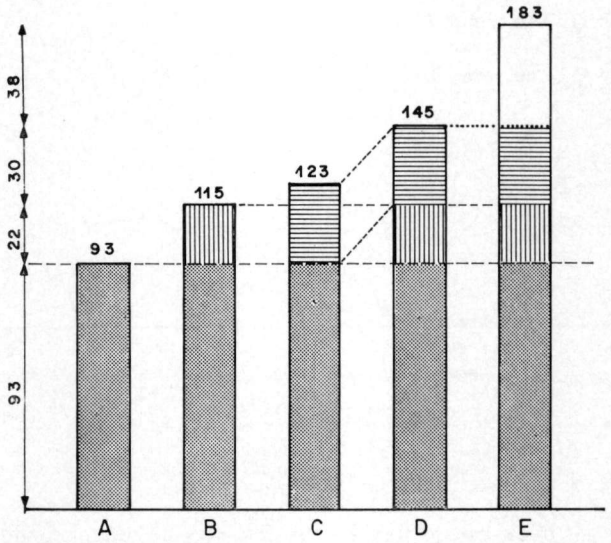

FIG. 5. — *Schéma représentant la production ovarienne de différents lots de femelles et mettant en évidence la synergie* (en clair) *entre fécondation et présence de poireau*

A : femelles vierges sans poireau (lot b)
B : femelles fécondées sans poireau (lot e)
C : femelles vierges avec poireau (lot c)
D : femelles fécondées avec poireau (calculé)
E : femelles fécondées avec poireau (réel, lot f)

4. — *Étude de la fertilité*

Pour permettre une analyse en fonction du rang de copulation et en fonction du vieillissement des femelles, la fertilité est suivie quotidiennement sur les deux lots h 1 et h 2.

Rappelons que seuls les œufs déposés sur les morceaux de poireau sont pris en considération, soit 89,7 p. 100 $\left(\frac{4476}{4989}\right)$ de la ponte des femelles du lot h 1 et 95,9 p. 100 $\left(\frac{4656}{4855}\right)$ de celle des femelles du lot h 2.

La fertilité totale (pourcentage d'œufs viables émis durant toute la vie des femelles) de h 1 est de 95,5 p. 100 ; elle ne diffère pas statistiquement de celle des femelles de h 2 (96,1 p. 100) ($X^2 = 2{,}01$ pour 2 d.d.l.).

En plus des 1 ou 2 premiers œufs pondus qui sont très rarement fertilisés, la viabilité des œufs n'est pas constante au cours de la vie des femelles. En pourcentage, elle diminue régulièrement (fig. 6) jusqu'à la fin de la période de ponte qui correspond à la mort des femelles dans 47 p. 100 des cas. Comme les effectifs d'œufs pondus sont alors très faibles (fig. 3, lot f), cette diminution n'intervient que peu dans la fertilité totale. Pour la même raison, la différence des pourcentages d'œufs non viables entre les femelles de rang I et de rang II, n'intervient pratiquement pas.

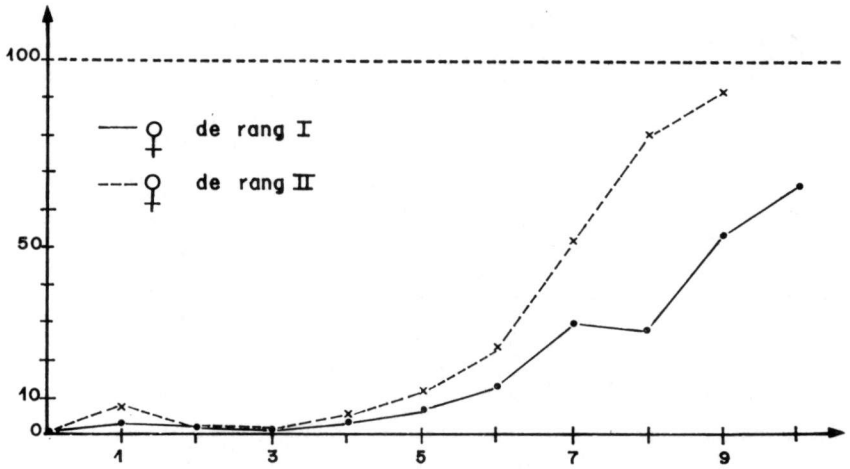

FIG. 6. — *Comparaison des pourcentages d'œufs non viables par jour en fonction de l'âge des femelles et du rang de copulation*

●——● : femelles de rang I ; ×- - - - - × : femelles de rang II

en abcisse : âge des femelles en jours

en ordonnée : pourcentage d'œufs non viables par jour

Forte dans les deux cas, la fertilité des femelles de rang I évolue parallèlement à celle des femelles de rang II, les derniers œufs pondus étant en majorité non viables. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés précédemment sur *Acrolepia assectella* (THIBOUT et RAHN, 1972).

5. — *Étude des relations ponte-production ovarienne*

La comparaison des tableaux 2 et 3 montre qu'en présence de poireau, les lots de femelles fécondées ayant la plus forte production ovarienne sont ceux dont les femelles pondent le plus. En effet, sur l'ensemble des femelles fécondées, avec poireau, il existe une très forte corrélation positive entre la production ovarienne et l'effectif d'œufs émis (fig. 7 ; $r = 0{,}97$).

Plusieurs mécanismes peuvent expliquer ceci ; soit les nouveaux ovocytes formés par les stimulations externes augmentent la ponte, soit celle-ci stimule la vitellogenèse.

Pour tester ces deux hypothèses, les productions ovariennes et les pontes des

femelles des lots c 1, c 2 et g 1 et g 2 sont comparées (tabl. 4). Pour ces lots de femelles vierges avec poireau et de femelles fécondées avec « odeur » seule, les groupes n'ayant rien pondu ont une production ovarienne identique à celle des groupes ayant pondu un œuf ou plus. De plus, les 35 femelles du lot c ayant pondu moins de 20 œufs et les 24 en ayant pondu plus, ont la même production ovarienne (123,3 et 121,6). Il en est de même pour les 51 femelles du lot g ayant pondu moins de 60 œufs et les 10 femelles en ayant pondu plus (108,2 et 119,8 ; $t = 1{,}55$ NS). Donc la ponte ne semble pas avoir d'action en retour sur la vitellogenèse. D'autre part, les femelles vierges ont une faible production ovarienne, pondent peu et ont une forte rétention ovarienne : 5 887 ovocytes en rétention pour les 59 femelles vierges du lot c, soit une moyenne de 99,8, alors que les 63 femelles fécondées du lot f en

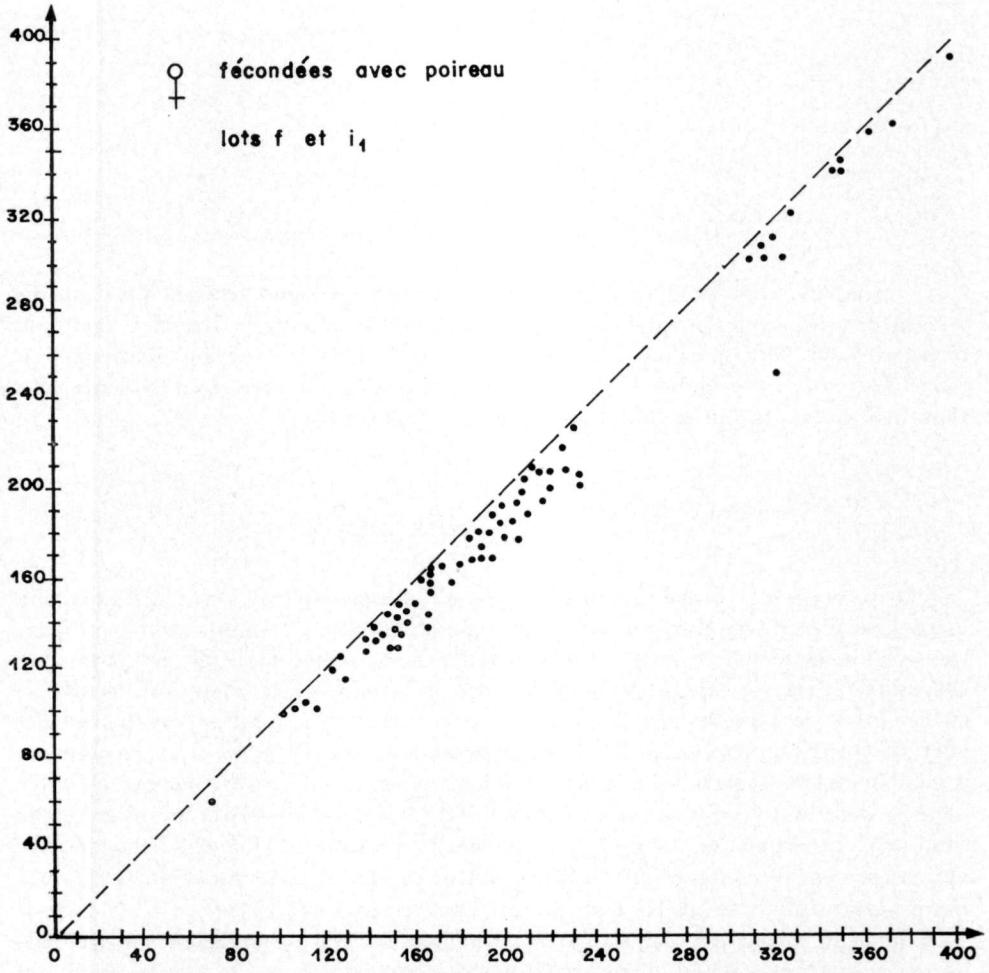

FIG. 7. — *Étude de la corrélation entre la ponte et la production ovarienne des lots de femelles fécondées avec poireau*

en abcisse : nombre d'ovocytes chorionés
en ordonnée : nombre d'œufs pondus

retiennent 746, soit une moyenne de 11,8. Donc, chez *Acrolepia assectella*, comme chez quelques autres espèces (BENZ, 1970), la rétention ovarienne pourrait, à partir d'un certain seuil, inhiber la vitellogenèse.

TABLEAU 4

Comparaison des pontes et productions ovariennes des deux lots de femelles à ponte hétérogène

L'écart-type est déjà donné dans les tabl. 2 et 3

c1-c2 : $t = 0{,}64$ NS

g1-g2 : $t = 0{,}67$ NS

	Lots	Nombre de ♀	Ponte		Production ovarienne	
			Total	Moyenne	Total	Moyenne
♀ vierges	c1	19	0	0	2389	125,7
avec poireau	c2	40	1266	31,6	4764	121,1
♀ fécondées	g1	29	0	0	3245	111,9
avec « odeur »	g2	32	1276	39,9	3471	108,5

Cependant, la ponte n'ayant pas d'effets sur cette dernière, comme on vient de le voir, on peut supposer qu'il en est de même pour la rétention. En effet, ponte et rétention sont liées, puisque leur somme est égale à la production ovarienne. A l'aide des expériences ci-dessus décrites, il est impossible de mettre en évidence une éventuelle action propre de la rétention sur la vitellogenèse.

DISCUSSION — CONCLUSION

La présence de poireau augmente toujours la longévité, que les femelles soient vierges ou fécondées. Mais, de plus, cette augmentation est significativement plus élevée chez les femelles vierges. Des observations du même type ont été faites par CHAUVIN (1971) sur *Tinea pellionella*. Cette différence entre vierges et fécondées en présence de poireau peut s'expliquer par le niveau d'activité ovarienne. En effet, le corps adipeux, très abondant chez les femelles d'*Acrolepia* à l'émergence, a complètement disparu à la mort chez les fécondées et subsiste encore chez les vierges. Mais le niveau d'activité ovarienne s'il intervient, n'est pas un critère suffisant pour expliquer les différences de longévité puisque les femelles fécondées et vierges privées de poireau ont la même longévité alors que leurs productions ovariennes sont différentes (tabl. 1 et 3).

On peut considérer d'autre part que l'augmentation de longévité en présence de poireau est due à une alimentation sur la coupe fraîche de la feuille. Si un tel phénomène s'observe sur des feuilles coupées depuis moins de 40 minutes, on ne le trouve plus par la suite. C'est pourquoi ce facteur a été éliminé en employant des fragments de poireau coupés depuis une heure.

Par contre, avec CHAUVIN (1971), on peut envisager que le substrat de ponte exerce une action immobilisatrice sur les femelles, ce qui réduirait leurs dépenses énergétiques en diminuant l'activité locomotrice. Ainsi CALLAHAN (1958) observe que les mâles et les femelles d'*Heliothis zea* immobilisés vivent plus longtemps. Par ailleurs, ROBERT (1972) constate que les femelles de *Scrobipalpa ocellatella*, privées de plante-hôte, sont beaucoup plus actives, la présence du végétal supprimant la prospection. Ainsi, pour *Acrolepia*, la longévité la plus brève est toujours observée en présence d' « odeur » seule ; celle-ci, devant stimuler la recherche de plante, entraîne une durée de vie significativement inférieure à celle observée en absence totale de poireau. Notons cependant que Robert observe un allongement de la longévité chez les femelles privées de betteraves. Mais, un phénomène de résorption particulièrement important pour ces femelles existe chez *S. ocellatella*, alors qu'il est absent chez *A. assectella*. On peut admettre, sans en avoir la preuve, qu'une partie des éléments résorbés sont utilisés pour la survie (ROBERT, 1970).

La stimulation par la plante-hôte de la ponte et de la vitellogenèse, trouvée antérieurement par CADEILHAN (1965 *a* et *b*), est ici confirmée. Cependant, elle n'est pas égale pour ces deux fonctions. En effet, si la stimulation de la vitellogenèse est homogène (fig. 4), celle de la ponte ne l'est pas, notamment pour les femelles vierges qui présentent une forte variabilité (lot c : de 0 à 103 œufs). Seules certaines femelles vierges sont sensibles au contact avec le poireau. La stimulation olfactive de la ponte peut se produire chez certaines femelles (log g 2, tabl. 2). Par contre, la stimulation de la production ovarienne semble essentiellement se faire par contact, puisque les lots b-d et e-g sont semblables (tabl. 3). Il faut qu'il y ait contact avec le poireau pour que la vitellogenèse des femelles vierges ou fécondées soit augmentée (lots c et f). Ceci rejoint les conclusions de ROBERT (1970) pour qui les stimulations de nature chimique de la plante-hôte agissent plus par contact que par olfaction. L'importance des stimulus de contact est confirmée chez *Acrolepia assectella* par l'étude de la ponte et de la production ovarienne de femelles à qui on coupe les antennes au niveau du scape (tabl. 5). Les femelles vierges ou fécondées, privées de leurs antennes, ne présentent jamais de différences significatives avec les femelles témoins amputées d'une seule antenne et de la patte antérieure symétrique.

La limitation des voies d'entrée des stimulus agissant sur la production ovarienne (récepteurs de contact) permet d'expliquer la relative homogénéité des réponses. Pour la ponte, les voies d'entrée étant plus nombreuses (récepteurs de contact et d'olfaction), les réponses sont plus diverses et l'hétérogénéité forte, les phénomènes compensateurs étant ici limités.

Étudiée antérieurement chez *Acrolepia assectella* (THIBOUT, 1969), l'action de l'insémination se trouve également confirmée. Elle ne provoque la ponte (fig. 3) que s'il y a un minimum de stimulation apportée par la plante-hôte (tabl. 2). La stimulation sur la vitellogenèse augmente parallèlement au contact avec le poireau. Cette action doit être très intense dans les heures qui suivent la copulation, car les femelles qui ne contiennent en moyenne que 22 ovocytes chorionés à l'émergence, pondent 72 œufs la nuit suivant la copulation. Si tous les ovocytes chorionés sont déposés, ceci peut représenter une vitellogenèse de 50 ovocytes en 48 heures.

Le rôle du spermatophore, qui ne peut être dissocié d'une éventuelle action mécanique de l'accouplement, a été précisé (lot j). Son action se résume à une faible stimulation de la ponte dans les jours qui suivent la copulation (fig. 3), sans augmen-

tation quantitative. Les femelles fécondées, sans spermatozoïdes actifs, ont une longévité et une production ovarienne identiques à celles des femelles vierges.

Les spermatozoïdes ont acquis, chez *Acrolepia assectella*, un rôle de signal dans le déclenchement de la ponte (THIBOUT et RAHN, 1972). Leur pouvoir fertilisant élevé permet le développement de la plupart des œufs émis au cours de la vie de chaque femelle. La fertilité des femelles ne s'abaisse qu'à la fin de la vie, les quelques œufs émis alors sont rarement viables. Comme *Laspeyresia pomonella* (DESEO, 1971), la teigne du poireau présente une diminution de la fertilité avec l'âge (fig. 5). Il y a soit épuisement du nombre de spermatozoïdes actifs, soit diminution de leur vitalité ou encore les deux à la fois. En effet, à la mort des femelles, la spermathèque contient généralement peu de spermatozoïdes eupyrènes, presque toujours immobiles. On ne peut cependant exclure totalement une altération des derniers ovocytes émis par les femelles âgées.

TABLEAU 5

Ponte et production ovarienne de femelles privées d'antennes

Des femelles à qui on a coupé une seule antenne et la patte antérieure symétrique servent de témoins. Toutes ces femelles sont en présence de poireau

Ponte : { Femelles vierges : $t = 1{,}52$ NS ; Femelles fécondées : $t = 0{,}61$ NS

Production ovarienne : { Femelles vierges : $t = 0{,}27$ NS ; Femelles fécondées : $t = 1{,}28$ NS

		Nombre de ♀	Ponte			Production ovarienne		
			Total	Écart-type	Moyenne	Total	Écart-type	Moyenne
♀ vierges	témoins	25	602	21,7	24,1	1946	41,0	77,8
	sans antennes	24	359	19,6	15,0	1941	34,1	80,9
♀ fécondées	témoins	22	3015	46,8	137,1	3269	46,2	148,6
	sans antennes	23	2863	36,0	124,5	3020	39,5	131,3

Comme le montrent les résultats trouvés sur *Laspeyresia pomonella* (DESEO, 1971), sur *Ephestia cautella* (STEELE, 1970) et précédemment sur *Acrolepia assectella* (THIBOUT et RAHN, 1972), les différences entre femelles accouplées avec des mâles vierges (rang I) ou ayant eu une activité sexuelle la nuit précédente (rang II), ne sont pas significatives. Cependant, ce résultat, s'il est souvent vérifié, n'est pas obligatoire ; *dans certains cas*, la première copulation devient plus stimulante que la seconde. Le haut niveau de ponte et la forte production ovarienne observés dans une seule expérience (lot i 1 et i 2 de novembre 1971) doivent expliquer l'apparition d'une différence entre femelles de rang I et II. En effet, pour qu'une stimulation complémentaire soit efficace, il faut que les ovaires des femelles contiennent une réserve d'ovocytes indifférenciés. Une stimulation n'apparaîtra que lorsque l'effectif

de base d'ovocytes sera important et si les réserves accumulées pendant la vie larvaire sont suffisantes.

La corrélation existant entre la ponte et la production ovarienne trouvée chez les femelles fécondées de teigne du poireau en présence de plante-hôte a également été observée par BENZ (1969-1970) chez *Zeiraphera diniana* et chez *Pieris brassicae*. Pour cet auteur, la ponte pourrait régler la production ovarienne par un « feed-back » positif ou plutôt la rétention ovarienne inhiberait la vitellogenèse par un « feed-back » négatif. Un tel « feed-back » a été mis en évidence chez *Musca domestica* (ADAMS 1970) ou encore chez *Rhodnius prolixus* (PRATT et DAVEY, 1972) par exemple. Ces systèmes de régulation ne semblent pas exister chez la teigne du poireau puisque des femelles privées de certaines stimulations ont la même production ovarienne, malgré la variabilité de la ponte. Si un milieu faiblement stimulant pour la ponte laisse apparaître des variations individuelles, celles-ci disparaissent en présence de stimulations fortes (fécondation + contact avec le poireau) et la ponte est alors proportionnelle au nombre d'ovocytes chorionés formés.

Cependant, l'inhibition de la vitellogenèse par la rétention ovarienne ne peut être complètement rejetée, son absence n'ayant pas été démontrée.

En résumé, la fertilité étant très faible, le nombre d'œufs viables pondus est fonction de la ponte de la femelle. Celle-ci dépend du nombre de gamètes différenciées pendant le développement larvaire, de l'abondance des réserves et de l'influence des stimulations sensorielles permettant la différenciation de ces ovocytes.

Enfin, on ne peut négliger la notion de variabilité qui se rencontre constamment, aussi bien pour la longévité, la ponte et la vitellogenèse que pour la sensibilité aux différents stimulus ; elle apparaît à l'intérieur d'une même génération, comme entre les différentes générations, bien que les conditions d'élevage et d'expérience soient contrôlées.

L'espèce ne peut survivre que grâce à cette variabilité qui lui permet de s'adapter aux perpétuels changements du milieu externe.

Cette analyse, ainsi que celles mentionnées, devrait amener à la conclusion que, pour une même situation, les réactions de deux espèces peuvent être différentes. En conséquence, chaque ravageur doit être l'objet d'une étude particulière.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

ACTION OF PLANT HOST AND MATING ON LONGEVITY, OVIPOSITION, VITELLOGENESIS AND FERTILITY OF FEMALES OF *ACROLEPIA ASSECTELLA* ZELL. (*LEPIDOPTERA PLUTELLIDAE*)

Action of mating and host-plant on longevity, oviposition, vitellogenesis and fecundity of different lots of females of leek moth is studied. These lots are formed of virgin and mated females placed with or without leek or in presence of the only « scent » of the vegetable. Mating releases egg-laying, increases vitellogenesis and decreases longevity. Contact with leek stimulates oviposition and oocyte production in mated and virgin females. By decreasing locomotor activity, this contact may prolonges life-span. « Scent » alone had little effect. Fertility is very high on the whole laying but decreases with female age. Between the two successive matings of a same male, the first one can be more stimulant than the second one. At last, it seems there is no positive feed-back of egg laying on vitellogenesis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAMS T. S., 1970. Ovarian regulation of the corpus allatum in the housefly, *Musca domestica*. *J. Insect Physiology.*, **16**, 349-360.

BENZ G., 1969. Influence of mating, insemination and other factors on oogenesis and oviposition in the moth *Zeiraphera diniana*. *J. Insect. Physiol.*, **15**, 55-71.

BENZ G., 1970. The influence of the presence of individuals of the opposite sex, and some other stimuli on sexual activity, oogenesis and ovipotion in five Lepidopterous species. *Coll. Int. C. N. R. S.*, nº 189, Tours, 1969, 175-206.

CADEILHAN L., 1965 *a*. Stimulation de la ponte d'*Acrolepia assectella* ZELL. par la présence de la plante-hôte. *C. R. Acad. Sci.*, **261**, 1106-1109.

CADEILHAN L., 1965 *b*. Action de la plante-hôte sur l'ovogenèse de l'adulte d'*Acrolepia assectella* ZELL. (Insecte Lépidoptère). *C. R. Acad. Sci.*, **261**, 1910-1913.

CALLAHAN P. S., 1958. Behavior of the imago of the corn earworn, *Heliothis zea* (BODDIE), with special reference to emergence and reproduction. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **51**, 271-283.

CHAUVIN G., 1971. Facteurs modifiant la fécondité des Lépidoptères. Étude de deux *Tineidae* : cas particulier de *Tinea pellionella*. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **3**, 509-515.

DESEO K., 1971. Study of factors influencing the fecundity and fertility of codling moth (*Laspeyresia pomonella* L., Lepid., Tortr.). *Acta Phytopathol., Acad. Sci. Hung.*, **6**, 243-251.

ENGELMANN F., 1970. *The physiology of insect reproduction*. Pergamon Press, Oxford, 107-142.

LABEYRIE V., 1956. Observations sur la teigne du poireau (*Acrolepia assectella* ZELL). *Rev. Zool. Agric. Appl.*, **1-3**, 1-6.

LABEYRIE V., 1968. Longévité et capacité reproductrice de lignées d'*Acanthoscelides obtectus* sélectionnées en fonction de la réponse aux stimuli de ponte. *C. R. Soc. Biol.*, **162**, 2203-2206.

MEUDEC M., 1966. Influence de la température sur le développement d'*Acrolepia assectella* ZELL. *C. R. Soc. Biol.*, **160**, 1693-1696.

PRATT G. E., DAVEY K. G., 1972. The corpus allatum and oogenesis in *Rhodnius prolixus* (STAL.). III. The effect of mating. *J. Exp. Biol.*, **56**, 223-237.

ROBERT P. C., 1970. Action stimulante de la plante-hôte sur l'activité reproductrice chez la teigne de la betterave *Scrobipalpa ocellatella* BOYD. (Lépidoptère, *Gelechiidae*). *Coll. Int. C. N. R. S.*, nº 189, Tours, 1969, 147-162.

ROBERT P. C., 1972. Influence de la plante-hôte sur le rythme nycthéméral d'activité de la teigne de la betterave, *Scrobipalpa ocellatella* BOYD. (Lépidoptère : *Gelechiidae*). *Bull. Gr. Et. Rhythm. Biol.*, **5**, 3-11.

STEELE R. W., 1970. Copulation and oviposition behaviour of *Ephestia cautella* (WALKER) (*Lepidoptera* : *Phycitidae*). *J. Stored Prod. Res.*, **6**, 229-245.

THIBOUT E., 1969. De la variabilité des pouvoirs fécondants et fertilisants des mâles d'*Acrolepia assectella* (Lépidoptère, *Plutellidae*). *C. R. Acad. Sci.*, **269**, 2421-2423.

THIBOUT E., RAHN R., 1972. Étude de la variabilité du volume et du pouvoir fécondant des spermatophores successifs d'*Acrolepia assectella* (Lépidoptère, *Plutellidae*). *Ent. Exp. Appl.*, **15**, 443-454.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 97-109.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RELATIONS TROPHIQUES ENTRE *TYROPHAGUS PUTRESCENTIAE* SCHRANK (*ACARINA ACARIDAE*) ET LA MYCOFLORE DES GRAINES DE COLZA STOCKÉES. MISE AU POINT D'UNE TECHNIQUE D'ÉLEVAGE DE L'ACARIEN SUR MOISISSURES

F. FLEURAT-LESSARD

Laboratoire de Recherches sur les Insectes des Denrées,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33140 Pont de la Maye

RÉSUMÉ

L'analyse de la faune d'acariens d'échantillons de graines de colza montre que *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK 1781 est l'espèce dominante dans les stocks de cet oléagineux.

L'observation de son comportement révèle que c'est la mycoflore des graines insuffisament sèches qui constitue la plus grande partie de son régime alimentaire.

On a montré par des expériences de laboratoire l'existence de préférences alimentaires de l'acarien qui se fixe et se nourrit électivement sur certaines espèces de moisissures plutôt qu'aux dépens des graines elles-mêmes.

Une technique d'élevage de l'acarien sur moisissures a été mise au point et utilisée pour préciser les effets d'une telle alimentation sur certains caractères biologiques de l'espèce (vitesse de développement, fécondité).

INTRODUCTION

Depuis quelques années, plusieurs organismes stockeurs collectant les récoltes de colza signalent d'importantes infestations d'acariens dans les graines conservées. Le développement de fortes populations, qui s'effectue avec une grande rapidité, provoque l'altération de la qualité de la graine. Les huiles extraites de lots très contaminés accusent une nette augmentation d'acidité.

De premières observations avaient montré la présence de plusieurs espèces

d'acariens : *Acarus siro* L., *Glycyphagus destructor* SCHRANK et principalement *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK ainsi que leurs prédateurs *Cheyletidae* et *Gamasida* (Aceosejidae).

La biologie de *Tyrophagus putrescentiae*, espèce largement répandue et fréquemment rencontrée sur de nombreuses denrées stockées, a fait l'objet d'études récentes. RIVARD a examiné l'influence de l'humidité relative, entre 70 et 100 p. 100 à 25°C, sur l'éclosion des œufs, la survie et le développement des stases immatures (1958), sur la longévité, la fécondité et le taux d'accroissement de l'espèce (1959), en élevant les acariens en cellules individuelles sur des *Aspergillus*, montrant ainsi pour la première fois la possibilité de développement de ces acariens aux dépens de moisissures comme le suggérait notamment ANDRÉ (1934).

Élevant l'acarien sur levure de bière, selon la méthode proposée par SOLOMON et CUNNINGTON (1964), divers auteurs ont étudié la biologie de cette espèce et notamment donné une courbe de développement en fonction de la température (GOLEBIOWSKA, 1963), jugé l'effet des hautes températures et étudié la structure des populations (BARKER, 1966), précisé les limites physiques du développement (seuil de développement voisin de 9°C, possibilité de survie jusqu'à 36°C environ, optimum d'humidité relative entre 80 et 90 p. 100 (CUNNINGTON, 1967).

Au sujet des relations entre les acariens et les moisissures des graines stockées, GRIFFITHS *et al.* (1958) ont montré que les acariens *A. siro* et *T. putrescentiae* sont particulièrement abondants dans des blés dont les teneurs en eau permettent le développement de moisissures du groupe des *Aspergillus glaucus*. Les acariens assurent la dissémination des spores du champignon par transport mécanique notamment par leurs pattes et par leurs déjections. Ils montrent une certaine préférence pour des espèces particulières de moisissures sur lesquelles ils se regroupent et dont ils digèrent plus facilement les spores.

Après des études sur des zones d'échauffement dans des stockages prolongés de diverses céréales, SINHA et ses collaborateurs (1961) montrent qu'il y a concordance entre les fréquences des principales moisissures et celle d'*A. siro*. Ces mêmes auteurs ont étudié, en laboratoire, les relations de plusieurs acariens, dont *Tyrophagus putrescentiae*, avec les espèces de la flore fongique courante des graines. *T. putrescentiae* paraît capable de se nourrir et de se multiplier sur une large gamme de moisissures comme seule nourriture ; les taux d'accroissement des populations diffèrent largement avec l'espèce proposée, par exemple de 3 fois en deux mois avec *Aspergillus niger* à 114 fois avec *Mucor sphaerosporus* (SINHA, 1964). Depuis, de nouveaux tests de laboratoire sur cultures en tubes à essai paraissent montrer l'existence d'associations spécifiques : chaque espèce d'acarien aurait une gamme précise de moisissures favorables à l'accroissement de ses populations (SINHA, 1966 ; SINHA et MILLS, 1968). On peut penser cependant que la texture particulière des colonies de champignons cultivés sur milieu nutritif gélosé en tube à essai intervient de façon importante dans le comportement de l'acarien et pourrait introduire des perturbations dans ce type d'essai.

La présente étude a pour but de fournir les éléments nécessaires à l'interprétation du mécanisme des pullulations d'acariens constatées dans les stocks de colza en procédant à l'inventaire de la faune pour déterminer l'espèce nuisible en cause et, à la suite des données bibliographiques ci-dessus, en précisant les relations trophiques entre les acariens et les micro-organismes du stockage.

I. — INVENTAIRE DE LA FAUNE D'ACARIENS DES GRAINES DE COLZA STOCKÉES

1. — *Matériel et méthodes*

1. 1. *Provenance des échantillons.*

D'une part 12 lots de colza provenant de stockages répartis dans toute la zone de production, ont été examinés dès leur réception au laboratoire, puis après une conservation de deux mois à la température de la pièce dans des sachets de polyéthylène. D'autre part, des échantillons provenant de 47 silos situés dans 26 centres de stockage du Sud-Ouest ont également été étudiés.

1. 2. *Extraction.*

Les lots de colza prélevés dans les silos sont soumis à dessication lente dans un extracteur du type entonnoir de Berlèse-Tüllgren. Les acariens sont recueillis dans un tube contenant de l'alcool à 70°. La durée de l'opération varie de 3 à 5 jours selon l'importance de l'échantillon.

1. 3. *Comptage.*

Les tubes de récupération contenant l'alcool et les acariens sont vidés dans une boîte de Petri sous laquelle a été fixé un disque de comptage permettant l'estimation du nombre total d'individus contenus dans la prise d'essai par le dénombrement des acariens présents au-dessus d'un certain nombre de plages colorées représentant au total le 1/30e de la surface du disque (SOLOMON, 1945).

1. 4. *Détermination des espèces.*

Les acariens recueillis sont montés dans l'acide lactique à 70 p. 100 sur une lame à concavité et passés à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Leur identification est ensuite possible en confrontant l'observation des lames au microscope optique à des grossissements de 100 à 600 fois et les clés de détermination (NESBITT, 1945; TURK et TURK, 1957; HUGHES, 1961).

2. — *Résultats*

Les espèces de la faune d'acariens des 12 premiers lots de graines de colza examinés et des 47 échantillons suivants étaient réparties de façon comparable.

Les espèces saprophytes appartiennent aux familles des *Acaridae* et des *Glycyphagidae*. Les espèces prédatrices associées à ces familles sont aussi présentes (tabl. 1).

A la suite des deux mois de conservation, en liaison avec la baisse constante de la teneur en eau, l'espèce *Glycyphagus destructor* SCHRANK a disparu, le genre *Acarus* a fortement régressé, *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK s'est maintenu et la population de prédateurs *Cheyletidae* s'est accrue.

Le colza est sujet aux attaques des mêmes espèces d'acariens saprophytes que les céréales, généralement accompagnées de leurs prédateurs. Cependant, l'espèce dominante sur cette graine oléagineuse, *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK est peu commune sur les céréales et bien qu'elle ait déjà été identifiée sur colza par des auteurs étrangers (ZDARKOVA, 1967), sa présence sur cette graine n'avait pas fait l'objet de confirmation en France.

TABLEAU I

Fréquence des différentes espèces d'acariens rencontrées dans les échantillons de graines de colza provenant de 47 silos du S.-O.

Espèces rencontrées	Silos contaminés	Fréquence totale (%)	Importance quantitative relative (%)
Acaridida			
Acaridae (Tyroglyphidae) :			
Acarus siro (complexe)	18	38	9
Tyrophagus putrescentiae SCHRANK.	36	77	89,5
Glycyphagidae :			
Glycyphagus destructor SCHRANK...	11	23	0,1
Actinedida			
Cheyletidae :			
Cheyletus eruditus SCHRANK	26	55	1,4
Gamasida			
Aceosejidae :			
Melichares sp.			

II. — ÉTUDE, AVEC UN DISPOSITIF D'ÉLEVAGE PARTICULIER, DES RELATIONS TROPHIQUES ENTRE LES ACARIENS ET LES MICROORGANISMES DU STOCKAGE

1. — *Méthodes générales d'étude*

1. 1. *Culture des moisissures.*

Les espèces de moisissures utilisées au cours de l'étude ont, pour la plupart, été isolées des graines de colza.

Les champignons utilisés au cours de l'étude sont regroupés dans la liste suivante :

Classe des Phycomycètes
Ordre des Mucorales
Rhyzopus nigricans EHRENBERG

Classe des Fungi Imperfecti
Ordre des Hyphales
Moniliaceae
Aspergillus candidus LINK.
— *flavus* LINK. *
— *glaucus* (groupe)
— *ochraceus* WILHELM
— *versicolor* (VUILL.) TIRABOSCHI

Penicillium cyclopium WESTLING
— *notatum* WESTLING
— *rubrum* STOLL *
— *canescens* SOPP *
— *granulatum* BAINIER *
Scopulariopsis brevicaulis BAINIER *
Trichothecium roseum LINK

Dematiaceae

Helminthosporium sativum PAMMEL, KING et BAKKE
Alternaria tenuis NEES

* : espèces isolées de graines de céréales.

Les cultures en boîtes de Petri ont été réalisées sur un milieu à l'extrait de malt. Les boîtes ensemencées avec des souches pures de champignons ont été mises à incuber en chambre climatisée à 25 ± 1°C et 75 ± 5 p. 100 d'humidité relative pendant une semaine.

1. 2. *Élevage de masse des acariens.*

Les acariens utilisés dans l'expérimentation proviennent d'un élevage de masse. La descendance d'un couple de *T. putrescentiae* est conservée dans un tube à essai contenant une culture pure de moisissure sur milieu nutritif gélosé.

1. 3. *Dispositif d'élevage des acariens sur moisissures en cellules individuelles.*

Les études de densité de population des acariens des denrées ne nécessitent pas un dispositif d'élevage très complexe, mais les recherches ayant trait à l'alimentation d'Arthropodes de taille aussi réduite impliquent la construction de cellules dont la conception doit tenir compte des impératifs suivants : taille des animaux à élever, type de nourriture proposé, facilité d'observation et d'intervention, nécessité de conserver une espèce pure, en prévenant les évasions et les éventuelles contaminations pas l'extérieur.

C'est la cellule utilisée et décrite par VAN DEN BRUEL et BOLLAERTS (1966) que nous avons modifiée pour l'adapter à la fourniture de moisissures aux acariens. Les cellules sont construites en matière plastique transparente du type « altuglass ». Elles consistent en un parallélépipède évidé au centre en entonnoir. Une lame de matière plastique de 1,5 mm d'épaisseur sert de couvercle supérieur. De même dimension que le bloc initial, elle est maintenue pendant l'expérience par un joint de graisse du type « graisse d'étanchéité » pour joints et couvercles en verre rodé. Des aérations horizontales sont pratiquées sous forme de deux tubulures latérales fraisées dans l'épaisseur de la pièce de plastique. Elles communiquent avec la chambre d'élevage par un orifice de 2 mm de diamètre ou 2 orifices de 1 mm de diamètre (fig. 1). Ces aérations sont obstruées par un tampon de coton cardé pendant les expériences. Cette technique permet, dans le cas où de la vapeur d'eau viendrait se condenser à la face inférieure du couvercle, d'ouvrir la cellule pour le nettoyage. L'apport d'une alimentation constitué de spores et de mycélium de moisissures a été résolu de la manière suivante :

Les évidements sont garnis jusqu'à la moitié de leur hauteur environ avec de la gélose blanche à 20 g d'agar-agar par litre d'eau distillée. Après la prise en masse, une deuxième couche de gélose est coulée sur la première sur une épaisseur de 2 mm.

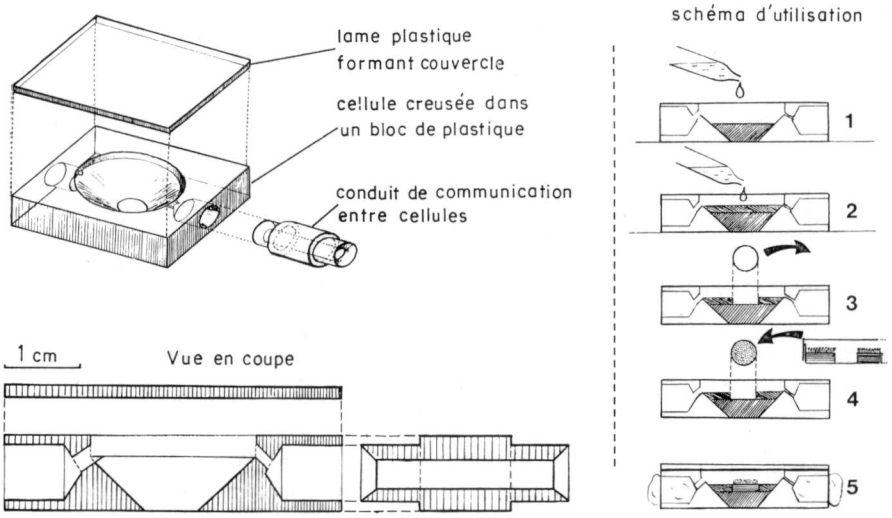

FIG. 1. — *Schémas du type de cellule utilisée pour l'étude de l'acarien* Tyrophagus putrescentiae *et de son mode d'utilisation pour une nourriture constituée par des moisissures*

Après la solidification, une rondelle de 6 mm de diamètre est prélevée dans la couche supérieure et remplacée par la même rondelle prélevée dans une colonie pure de champignon cultivé séparément en boîte de Petri. Cette technique de remplissage permet l'étanchéité de la partie inférieure, les cellules au moment de couler la gélose ayant seulement été disposées sur une plaque de verre. Les acariens sont ensuite déposés sur la gélose, près du fragment de colonie mycélienne, avec une aiguille fine. C'est ce dispositif qui a été utilisé au cours de nos expériences et qui a permis de conserver des populations pures d'acariens pendant toute leur durée.

2. — *Étude particulière*

2. 1. *Tests préliminaires.*

L'élevage de couples de *T. putrescentiae* sur des cultures de champignons en tube à essai puis en boîte de Petri a mis en évidence l'existence de disparités très nettes entre les descendances de chaque couple obtenues sur des espèces différentes. De plus, une relation semblait lier la qualité de champignon consommé et la descendance, confirmant la notion d'attractivité sélective des différentes sources de nourriture.

2. 2. *Analyse de l'attractivité de différentes sources de nourriture sur l'acarien* T. putrescentiae.

Mode opératoire : Dans une boîte de Petri de 100 mm de diamètre isolée des contaminations extérieures par un film de graisse déposé sur la paroi verticale, 8

sources de nourriture différentes ont été déposées sous forme de plages circulaires de même diamètre (12 mm). Ces différents régimes comprenaient :

— 6 portions de colonies mycéliennes, colonies prélevées à l'emporte pièce dans une culture pure.

— des graines de colza désinfectées par passage dans une solution javelisée à 3 p. 100 et 2 bains d'eau distillée, en conditions stériles, puis séchées à 50°C.,

— des flocons de germes de blé (germalyne).

Dix acariens adultes provenant de lots de colza infestés ont été placés au centre de la boîte, les sources de nourriture se trouvant près du bord extérieur. Les quatre dispositifs réalisés dans un ordre différent ont été immédiatement placés à l'obscurité à la température normale d'une pièce. La présence d'acariens est notée 1 jour et 5 jours après le début de l'expérience.

Résultats.

TABLEAU 2

Répartition des acariens sur les 8 substrats nutritifs mis en compétition

Temps écoulé	Espèces de champignon	Rép. 1	Rép. 2	Rép. 3	Rép. 4
1 jour	*A. tenuis*	9	7	9	4
	P. cyclopium	—	—	—	—
	germes de blé	—	—	—	2
	A. glaucus	1	2	—	—
	H. sativum	—	1	—	3
	A. candidus	—	—	—	—
	graines de colza	—	—	—	1
	P. rubrum	—	—	1	—
5 jours	*A. tenuis*	7*	9*	8	5
	P. cyclopium	—	—	—	—
	germes de blé	—	—	1	—
	A. glaucus	1	—	—	—
	H. sativum	—	—	—	2
	A. candidus	—	—	—	—
	graines de colza	—	—	1	3
	P. rubrum	—	—	—	—

* : individus manquants.

Au total, il s'est concentré sur *A. tenuis* 72,5 p. 100 des acariens dans les deux cas. Les autres espèces de moisissures fréquentées *P. rubrum*, *A. glaucus* et *H. sativum* l'étaient dans des proportions de 2,5-7,5 et 10 p. 100, respectivement à 1 jour et de 2,5-2,5 et 5 p. 100 5 jours après le début de l'expérience. Les substrats azotés : flocons de germes de blé et graines de colza hébergeaient 5 et 2,5 p. 100 du total des acariens au bout d'1 jour et 2,5 et 10 p. 100, à 5 jours, ce dernier pourcentage plus élevé correspondant au début de croissance des moisissures sur les graines désinfectées superficiellement. Certaines espèces sont refusées par les acariens sans qu'il soit possible

de donner une raison de ce refus, car les élevages d'acariens sur celles-ci se sont bien comportés dans les expériences ultérieures : il s'agit de *Penicillium cyclopium et Aspergillus candidus.*

Sur chaque répétition, un regroupement des acariens s'opère sur la colonie d'*Alternaria tenuis*, moisissure qui ne régresse pas sensiblement pendant le stockage (CHAMPION et POISSON, notes non publiées). Il est remarquable de constater que les autres sources de nourriture sont délaissées par les acariens de cette espèce qui est capable d'un choix réellement actif entre des champignons de stockage différents mais voisins d'aspect.

2. 3. *Fécondité des femelles de jeunes couples isolés.*

Méthode d'étude. — Des acariens des deux sexes sont isolés des graines de colza au moment où ils sont en accouplement. Chaque couple est déposé dans une cellule

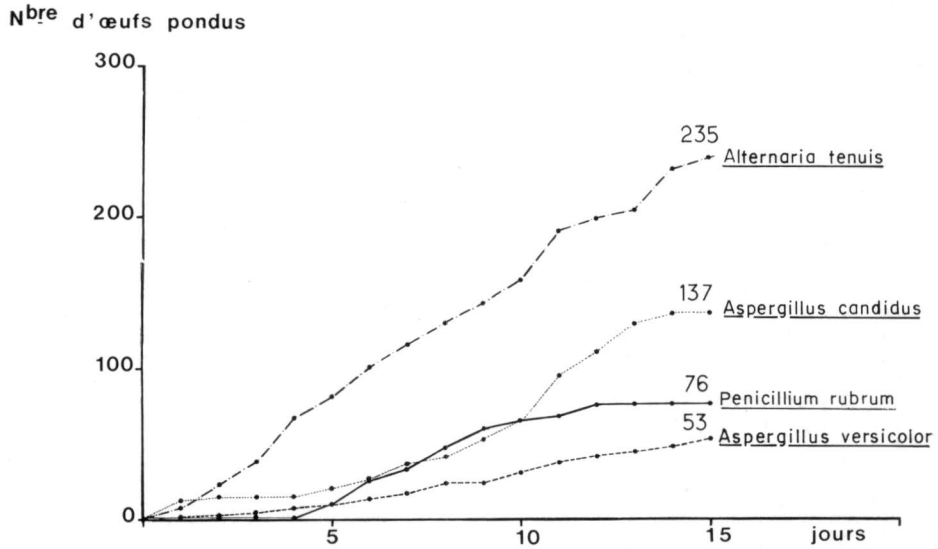

FIG. 2. — *Pontes cumulées en 15 jours de 4 femelles de* Tyrophagus putrescentiae *alimentées avec différentes espèces de moisissures*

TABLEAU 3

Pontes cumulées en 15 jours de 16 femelles de T. putrescentiae *élevées sur diverses espèces de champignons du stockage*

Moisissures	Femelles				
	I	II	III	IV	Moy. 15 j de ponte
Alternaria tenuis	240	268	307	299	278,5
Penicillium rubrum	75	127	76	114	98
Aspergillus candidus	97	60	126	137	105
Aspergillus versicolor.....	53	42	40	21	39

contenant une espèce unique de moisissure et placé à l'obscurité à la température de 18 ± 1°C et 75 ± 5 p. 100 d'humidité relative. Les œufs pondus par les femelles sont ôtés de la cellule chaque jour (fig. 2) ou à des intervalles de temps réguliers (tabl. 3).

Résultats. — De très nettes différences existent entre les pontes quotidiennes sur les différents substrats qui sont toujours plus nombreuses sur l'espèce *Alternaria tenuis* que sur les autres espèces expérimentées.

L'analyse statistique globale pour un F = 56,78, donc nettement supérieur à 10,80, montre que les moyennes de pontes cumulées pendant les 15 jours d'expérience sont très significativement différentes entre elles. L'analyse détaillée permet d'affirmer que l'espèce *Alternaria tenuis*, moisissure très commune dans les stocks a une action positive sur la fécondité des femelles d'acariens très nettement supérieure à celle des autres espèces rencontrées sur les graines au cours de la conservation.

L'effet de l'espèce de moisissure sur la fécondité est un phénomène extrêmement rapide, comme cela a pu être montré par des expériences de substitution d'espèces au cours de la ponte (FLEURAT-LESSARD, 1972) : la stabilisation du nouveau rythme de ponte à un niveau différent du premier est réalisée en deux à trois jours. Ce fait important permet de négliger l'influence possible de l'alimentation reçue avant l'essai sur les résultats de celui-ci.

2. 4. *Durée de développement sur moisissures.*

Mode opératoire. — La distinction entre les différentes stases étant malaisée, chacune d'elles a été étudiée séparément :

A l'approche de la mue, la larve et les nymphes entrent dans une phase de repos, leur corps devient globuleux et immobile. Ces stades d'arrêt de développement peuvent être facilement isolés et la taille de chacun d'eux indique s'il s'agit d'une larve, d'une protonymphe ou d'une tritonymphe (pour l'espèce *Tyrophagus putrescentiae* on ne connaît pas de deutonymphe forme de résistance qui apparaît chez de nombreuses espèces d'*Acaridiae*). Ces formes inertes isolées des graines de colza sont placées, dans les cellules précédemment décrites sur une colonie de *Penicillium cyclopium*, espèce commune du stockage.

La durée qui sépare le moment de l'introduction des acariens de celui où le plus grand nombre d'individus ayant mué une fois est de nouveau en arrêt de développement, représente le temps mis pour accomplir la stase étudiée. Chaque stase est étudiée de la même façon aux températures de 11, 18 et 25°C.

Résultats. — La durée du cycle de développement s'allonge considérablement comme on pouvait le prévoir, lorsque la température s'abaisse. De la ponte de l'œuf à l'adulte sexuellement mûr, il s'écoule 11 jours seulement à 25°C contre 91 jours à 11°C (tabl. 4).

Le temps d'incubation de l'œuf et la durée de la vie larvaire varient dans le même sens que l'ensemble mais l'importance relative de ces deux périodes varie en sens contraire : quand la température s'abaisse à partir de l'optimum — que GOLEBIOWSKA (1963) situe vers 27°C — les deux périodes considérées augmentent en durée mais diminuent par rapport au temps total. Les stades immobiles (œufs et phases de repos) prennent de l'importance quand la température s'élève : ils représentent 37 p. 100 du total à 11°C, 40 p. 100 à 18°C et 48 p. 100 soit près de la moitié de la durée du cycle à 25°C.

TABLEAU 4

Durées de développement de chaque phase du cycle vital de Tyrophagus putrescentiae *à différentes températures avec une alimentation de moisissures*

Températures	11 ± 0,5°C		18 ± 0,5°C		25 ± 0,5°C	
HR	85 %		85 %		85 %	
Stades de développement	Durée en jours	Import. relative en %	Durée jours	Import. relative en %	Durée jours heures	Import. relative en %
Incubation de l'œuf	22	24	7	30	4 J	36
Larve.....	7	8	4,5	19	2,5 J	23
Arrêt de développement..	3	3	0,5	2	5 H	2
Protonymphe	21	23	4	17	1,5 J	13
Arrêt de développement..	4	4	1	4	10 H	4
Tritonymphe	24	26	3	13	1,5 J	13
Arrêt de développement..	5	6	1	4	16 H	6
Latence de ponte.....	5	6	2,5	11	5 H	2
Total	91		23,5		11 J	

Les durées obtenues dans notre élevage sont légèrement inférieures à celles obtenues par GOLEBIOWSKA (1963). Ceci peut s'expliquer par l'emploi de méthodes différentes pour la détermination du temps mis pour accomplir chaque stade et par l'alimentation sur levure de bière utilisée par cet auteur, nourriture qui s'éloigne beaucoup de celle que les acariens trouvent dans les conditions naturelles.

2. 5. *Application au cas du colza.*

Méthode d'étude. — D'un même échantillon de colza sont prélevés 9 lots de 15 grammes dans de petites fioles de verre. Les graines sont stérilisées par passage à l'étuve à 120°C pendant 20 mn. Dans chaque fiole, il est rajouté 2 ml d'eau distillée stérile.

Chaque lot est ensuite ensemencé avec une espèce de champignon à l'exception d'un témoin gardé stérile. Les récipients sont placés dans un dessiccateur où l'humidité relative de l'air ambiant est maintenue à 80 p. 100 par un lent barbotage d'air dans une solution saturée de sulfate d'ammonium.

Deux couples d'acariens sont introduits dans chaque fiole dès que la croissance des moisissures est jugée suffisante. Après 25 jours à la température du laboratoire, les acariens sont extraits des graines de colza et dénombrés.

Résultats. Avec les espèces de moisissures qui stimulent la fécondité des femelles en particulier *Alternaria tenuis*, les populations présentes sont très élevées mais les disparités entre les répétitions ne permettent pas de preuve statistique (tabl. 5).

Le témoin et l'espèce *Aspergillus candidus* sont simplement capables de maintenir un niveau de peuplement relativement peu élevé. Les autres espèces étudiées peuvent induire des accroissements de population considérables (10 000 acariens

pour 1 dans un des lots de colza infecté par *Alternaria tenuis*). Ces observations contribuent à confirmer l'affinité des acariens de l'espèce *Tyrophagus putrescentiae* pour les moisissures et les différences enregistrées au niveau du rythme de ponte avec les diverses espèces communes dans les graines de colza stockées.

TABLEAU 5

Acariens recueillis après 25 jours de multiplication de 2 couples de T. putrescentiae *dans des graines de colza infectées par une seule espèce de moisissure*

Souche de champignon	Nombre d'acariens recueillis pour 15 g de colza			
	Rép. 1	Rép. 2	Total	Moyenne
A. candidus	56	44	100	50
A. glaucus.....	10 830	12 750	23 580	11 790
P. cyclopium.....	6 780	10 980	17 760	8 880
A. tenuis	18 360	40 500	58 860	29 430
Témoin sans champignon.	36	—	—	—

CONCLUSIONS

Des infestations d'acariens sont fréquemment constatées dans les graines de colza au cours de la conservation. L'étude du ravageur et de ses relations avec le milieu dans lequel il se développe a été ébauchée et un certain nombre de précisions ont été apportées sur ces différents points :

1° L'extraction par la méthode de Berlèse de la faune présente dans des échantillons de cet oléagineux provenant de nombreux silos, montre que l'espèce *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK est plus répandue que les autres espèces *d'Acaridiae* présentes dans les stocks de céréales : *Acarus siro* L. et *Glycyphagus destructor* SCHRANK.

2° Nous avons mis au point une enceinte permettant l'élevage de couples de *Tyrophagus putrescentiae* et une technique d'étude des préférences alimentaires de l'espèce compte tenu des données bibliographiques relatives aux exigences élevées des acariens en humidité relative et à l'existence de relations étroites entre leur développement et celui des moisissures du stockage.

3° Les tests d'attractivité réalisés montrent de nettes différences entre les graines de colza et les moisissures d'une part et entre les espèces de moisissures d'autre part, *Alternaria tenuis* étant largement préférée à tous les autres substrats nutritifs.

4° L'élevage de couples sur des colonies d'une seule espèce de champignon du stockage met en évidence des niveaux de fécondité différents avec les espèces proposées.

5° La possibilité d'élever l'acarien sur un milieu bien défini (une souche pure de moisissure) permet d'étudier avec précision l'influence de certains facteurs physiques sur la durée des phases du cycle de développement.

6° Les données obtenues pour l'influence de l'alimentation fongique sur la fécondité de l'espèce étudiée ont été vérifiées sur les graines de colza où une nette influence de l'espèce infectant les graines sur le taux d'accroissement des populations a été mise en évidence.

Reçu pour publication en novembre 1973.

REMERCIEMENTS

Ce travail, presenté comme memoire de fin d'études à l'E. N. I. T. A. de Bordeaux, a été réalisé à la demande et avec le concours financier du Centre Technique Interprofessionnel des oléagineux metropolitains (C. E. T. I. O. M.)

Nous tenons à remercier M. PIERRE (C. E. T. I. O. M) qui nous a suggéré cette étude, M. ANGLADE (I. N. R. A.) qui a guidé notre travail ainsi que Mme POISSON (Microbiologie des céréales I. N. R. A.) et M. BESSARD (Faune du sol I. N. R. A.) de l'aide qu'ils nous ont apportée pour la détermination des espèces de champignons et d'acariens.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE TROPHIC RELATIONSHIPS BETWEEN *TYROPHAGUS PUTRESCENTIAE* SCHRANK (*ACARINA ACARIDAE*) AND THE MYCOFLORA OF STORED RAPE SEEDS. DEVELOPMENT OF A BREEDING TECHNIQUE OF THE MITE ON MOULDS

The analysis of the mite fauna of samples of rape seeds shows that *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK 1781 is the dominating species in stocks of this oil seed.

By observing its behaviour, it appears that its diets mostly consists of the mycoflora of insufficiently dried seeds.

Laboratory experiments have revealed the existence of feeding preferences of this mite, which appears to settle and feed by choice on certain species of mould rather than upon the seeds themselves.

A breeding technique of the mite on mould has been developed, and used in order to investigate the effects of such a food on some biological characteristics of the species (growth rate, fecundity).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDRÉ M., 1934. Notes sur les acariens observés dans les magasins régionaux de tabac. *Ann. Ephiph.*, **19**, 6, 331-356.

BARKER P. S., 1966. The effects of high humidity and different temperatures on the biology of *Tyrophagus putrescentiae* (SCHRANK) (*Acarina* : *Tyrogliphidae*). *Canad. J. Zool.*, **45**, 91-96.

VAN DEN BRUEL W. E., BOLLAERTS D., 1966. Méthode d'élevage et d'observation applicable à *Pediculoïdes ventricosus* NEWPT. et à d'autres espèces d'acariens ou d'insectes de petite taille. *Med. Rijks. Land. Gemb.*, 747-757.

CHAMPION R., POISSON J., 1967. La microflore des graines oléagineuses métropolitaines (Communication personnelle).

CUNNINGTON A. M., 1967. Physical limits for complete development of the copra mite *Tyrophagus putrescentiae* (SCHRANK) (*Acarina, Acaridae*). *Proc. 2nd Inter. Cong. Acarology*, 241-248.

FLEURAT-LESSARD F., 1972. Étude de la biologie de l'acarien *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK (*Acarina* : *Tyroglyphidae*) principale espèce infestant les stocks de colza. Mémoire E. N. I. T. A., Bordeaux.

GOLEBIOWSKA Z., 1963. Rozkruszek drobny (*Tyrophagus putrescentiae* SCHRANKI. 1 781, = *Tyrophagus noxius* ZACHWATKIN 1935) Morfologia, biologia I ékologia. *Prace Nauk. Inst. Ochr. Rosl.*, **5**, 2, 29-88.

GRIFFITHS D. A., HODSON A. C., CHRISTENSEN C. M., 1958. Grain storage fungi associated with mites. *J. Econ. Entomol.*, **52**, 514-518.

HUGHES A. M., 1961. The mites of stored food. *Min. Agric., Fish and Food Techn. Bull., London*, **9**, 287 p.

NESBITT H. H. J., 1945. A revision of the family *acaridae* (*Tyroglyphidae*) order *Acari* based on morphological studies. *Canad. J. Zool.*, **23**, 139-188.

RIVARD I., 1958. A technique for rearing Tyroglyphid mites on mould cultures. *Canad. Entomol.*, **90**, 146-147.

RIVARD I., 1959. Influence of humidity on longevity, fecundity and rate of increase of the grain infesting mites *Tyrophagus castellanii* (HIRST) (*Acarina : Acaridae*) reared on mould cultures. *Canad. Entomol.* **91**, 32-35.

SINHA R. N., LISCOMBE E. A. R., WALLAGE H. A. H., 1962. Infestation of mites, insects and microorganisms in a large wheat bulk after prolonged storage. *Canad. Entomol.*, **94**, 542-555.

SINHA R. N., 1964. Ecological relationships of stored-product mites and seed borne fungi. *Acarologia. C. R. 1er Cong. Int. Acarologie*, 1963, fasc. H.-S., 372-389.

SINHA R. N., 1966. Feeding and reproduction of some stored-products mites on seed-borne fungi. *J. Econ. Entomol.*, **59**, 5, 1227-1232.

SINHA R. N. et MILLS J. T., 1968. Feeding and reproduction of the grain mite and the mushroom mite on some species of *Penicillium*. *J. Econ. Ent.*, **61**, 6, 1548-15552.

SOLOMON M. E., 1945. Tyroglyphid mites in stored products. Methods for the study of population density. *Ann. Appl. Biol.*, **32**, 71-75.

SOLOMON M. E., CUNNINGTON A. M., 1964. Rearing acaroid mites. *Acarologia*, fasc. H. S., *C. R. 1er Cong. Int. Acarologie*, 399-403.

TURK E., TURK F., 1957. Beiträge zur Systematik und Okologie mitteleuropaïcher Acarina. I. Systematik und Okologie der Tyroglyphiden Mitteleuropas. Leipzig, 5, 231.

ZDARKOVA E., 1967. Mites of stored food in Czechoslovakia. *Proc. 2nd Int. Cong. Acarology*, 261-264.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 111-130.

MUTAGENÈSE PHYSIQUE ET CHIMIQUE CHEZ UN NÉMATODE MYCOPHAGE *APHELENCHOIDES COMPOSTICOLA* (M. T. FRANKLIN, 1957)

Françoise PERSON et J. BRUN

Laboratoire de Génétique physiologique et de Nématologie,
Université Lyon I,
69621 Villeurbanne

RÉSUMÉ

Des mutagènes chimiques, tels que l'EMS, l'acriflavine, l'acridine, la colchicine, l'acide nitreux et physiques comme les rayons X, ont été utilisés sur le Nématode mycophage gonochorique *Aphelenchoïdes composticola*. Ils manifestent une activité nématicide due, d'une part à leur toxicité directe sur les Nématodes traités, d'autre part à l'induction de mutations létales affectant particulièrement les stades précoces de la gamétogenèse. Ils donnent naissance à des formes anormales (jusqu'à 25 p. 100), naines ou géantes. Les concentrations en mutagènes chimiques, qui correspondent à l'obtention optimale d'anomalies sont comprises entre 0,2 et 0,5 p. 100. Des résultats comparables sont obtenus par des irradiations voisines de 2 000 *r*. Des différences s'observent dans l'action des mutagènes :

- EMS et rayons X induisent généralement des nains, alors qu'acriflavine, acridine, colchicine ou acide nitreux donnent naissance uniquement à des géants.
- Les formes anormales apparaissent :
  — en F_1, après traitement aux rayons X et à l'acridine ;
  — en F_2 ou F_3, après action de l'acriflavine, la colchicine, l'acide nitreux et l'EMS.

Les formes anormales peuvent être soit des variants, soit des mutants. Parmi eux, on a procédé à l'isolement :
— d'une part, d'un mutant nain F issu d'une irradiation de 1 500 *r* et apparu en F_1 ;
— d'autre part, de 4 mutants nains B, C, D, E, induits par un traitement de 24 heures à l'EMS 0,5 p. 100 et apparus en F_3.

Tous se sont révélés récessifs, d'un déterminisme monofactoriel chromosomique autosomique, D et C dépendant d'allèles d'un même gène.

INTRODUCTION

Afin de faciliter la lutte contre les Nématodes phytoparasites, il serait le plus souvent nécessaire de connaître la part qui revient à la mutabilité dans la variabilité manifestée à l'intérieur d'une espèce donnée. Ainsi, l'origine des formes qui rompent

la résistance que leur opposent normalement des races sélectionnées d'un végétal de grand intérêt économique (la pomme de terre par exemple, vis-à-vis d'*Heterodera rostochiensis*), devrait y trouver au moins une part d'explication. N'est-il pas étonnant de constater qu'après une vingtaine d'années d'études sur les pathotypes de ce phytoparasite très nuisible, on s'aperçoive seulement en 1970 que l'un d'eux constitue une espèce différente! (JONES F. G. W., 1970). Par ailleurs, la signification de l'existence fréquente au sein d'une même espèce de Nématodes de nombreuses races biologiques s'en trouverait sans doute mieux comprise.

STURHAN (1967) s'est intéressé à la mutagenèse des Nématodes phytoparasites, d'une façon assez particulière d'ailleurs, en examinant des effets mutagènes des extraits de tigelles de cotylédon de courge (*Cucumus salivus*) sur *Ditylenchus dipsaci*.

SIDDIQUI *et al.* (1970) ont étudié les effets de l'irradiation X sur la morphologie de *Ditylenchus dipsaci*. Ils ont ainsi découvert la présence de mutants morphologiques induits.

Ces informations étant insuffisantes, nous nous sommes efforcés de définir les modalités d'emploi des mutagènes agissant sur un Nématode d'élevage aisé au laboratoire. Le choix s'est porté sur le Nématode mycophage *Aphelenchoïdes composticola*, quiest maintenu constamment au laboratoire depuis 1968 sur *Agaricus bisporus*. J'ai utilisé, d'une part, des mutagènes chimiques classiques tels l'éthylméthane-sulfonate (EMS), l'acriflavine, l'acridine, la colchicine, l'acide nitreux et d'autre part, un mutagène physique : les rayons X. Ils ont provoqué dans la descendance des animaux traités l'apparition de nombreuses formes anormales, c'est-à-dire de Nématodes à phénotypes différents du phénotype naturel. Les anomalies ainsi détectées peuvent être soit des mutants, soit des variants.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *La souche de Nématodes utilisée*

Aphelenchoïdes composticola est élevé au Laboratoire à 20°C. Sa culture nécessite la présence d'un seul hôte : le mycelium Somycel n° 87 d'*Agaricus bisporus* déposé sur un milieu nutritif gélosé coulé, soit dans une boîte de Pétri, soit sous la forme de goutte sur une lame porte-objet d'histologie. Les lames sont rangées dans des boîtes à rainures d'utilisation classique en histologie, et dans lesquelles l'humidité reste constante grâce à une couche d'ouate cellulosique imbibée d'eau distillée.

La culture sur goutte permet l'élevage individuel : un mâle ou une femelle ou un couple peut y être déposé.

L'élevage sur boîte de Pétri est essentiellement un élevage en masse comportant, en général, au départ quinze femelles et dix mâles.

Dans ces conditions et à 20°C, les caractéristiques biologiques essentielles du Nématode sont constantes et peuvent se résumer ainsi :

le temps nécessaire à l'éclosion des œufs est de 3,5 ± 0,5 jours ;

le temps de maturité, c'est-à-dire la période séparant la ponte de l'œuf de l'instant où le Nématode atteint la maturité sexuelle (définie par la présence d'un spicule à l'extrémité postérieure du mâle, ou d'un vagin chez la femelle), est en moyenne de :

7 jours 1/2 ± 1/2 jour pour le mâle
8 jours ± 1/2 jour pour la femelle ;

l'indice de fécondité apparente, c'est-à-dire la moyenne de descendants adultes par femelle fécondée puis isolée, pour une durée donnée de ponte, est de quinze Nématodes ± 3.3 pour les

36 premières heures de ponte (Les génitrices fécondées utilisées sont adultes, âgées de 9 jours et ont au moins un œuf dans l'utérus) ;

Le sex-ratio mâle/femelle, établi dans la descendance adulte de Nématodes de 9 jours, sexuellement matures, et s'étant reproduits durant 10 jours, est de 69 p. 100.

2. — *Modalités d'emploi des rayons X*

Les cultures sur goutte de 9 jours, contenant ainsi des Nématodes à l'état larvaire ou adulte, sont exposées aux rayons X. Outre l'âge des Nématodes, deux facteurs peuvent varier lors de cette irradiation : le voltage V et l'intensité I. Les autres facteurs de l'irradiation sont en effet maintenus constants : distance entre la source et la goutte de culture irradiée (d = 40 cm), temps d'exposition aux rayons X (t = 10 mn), nature et épaisseur du filtre (2 mm d'aluminium).

Immédiatement après leur traitement, les Nématodes irradiés sont extraits de leur milieu de culture et repiqués sur de nouvelles gouttes de milieu gélosé, en présence d'*Agaricus bisporus*. Le nombre de Nématodes utilisé varie suivant leur âge et la génération des descendants à étudier à l'état adulte, comme l'indique la figure 1 suivante. Chacune de ces cultures sera analysée à un jour déterminé. En procédant ainsi, on évite le repiquage des F_1 pour étudier la F_2.

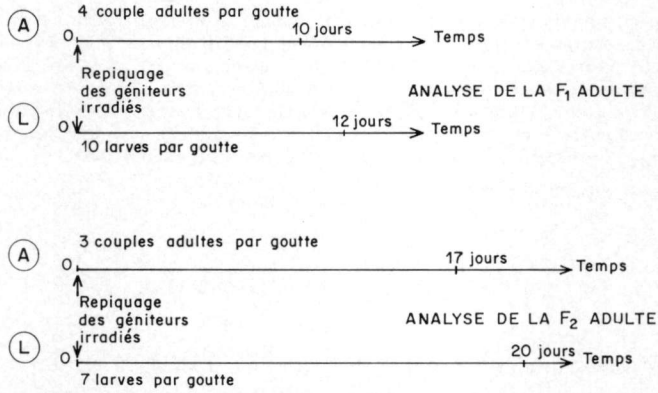

FIG. 1. — *Analyse de la F_1 et de la F_2 après irradiation d'*Aphelenchoïdes composticola
A : adultes
L : larves

L'action des rayons X peut aussi être étudiée au niveau de l'éclosion des œufs F_1. Pour cela, 30 femelles adultes âgées au maximum de 9 jours, et fécondées, sont déposées immédiatement après leur irradiation dans une salière contenant de l'eau ordinaire à 20°C. On les laisse pondre 8 heures avant de les éliminer. L'éclosion de leurs œufs s'effectuera à 20°C, dans l'eau de la salière, même en l'absence de l'hôte.

3. — *Modalités d'emploi des mutagènes chimiques*

Quel que soit leur âge, les Nématodes sont plongés dans une solution aqueuse de l'un des quatre mutagènes suivants : EMS, acriflavine, acridine, colchicine. Seul l'acide nitreux, instable, est employé en solution tampon acétate (pH = 4,5). Après quelques secondes à 3 jours de traitement, les Nématodes sont repiqués sur leur milieu nutritif habituel, soit sur goutte, soit sur Boîte de Pétri.

4. — *Modalités de détection des variants et des mutants*

Les variations induites touchant la longueur [1] du Nématode adulte étant nombreuses, leur détection a été réalisée en F_1 et en F_2 et exceptionnellement en F_3. Les animaux sont mesurés à l'aide d'un micromètre oculaire, quand ils sont à l'état adulte et âgés au maximum de 9 jours, c'est-à-dire au moment où la croissance se ralentit considérablement.

[1] Notons qu'il existe diverses autres anomalies morphologiques : « têtes renflées », étranglement du corps à différents niveaux. Nous ne les avons pas recherchées systématiquement.

5. — *Modalités de dénombrement des nématodes*

Dans le cas des cultures sur goutte, toutes les femelles et tous les mâles adultes libérés dans l'eau, après écrasement de la goutte, sont recherchés à la loupe binoculaire et transportés isolément dans deux salières différentes, en notant leur phénotype. Cette méthode, bien que longue et pénible, est nécessaire. Un dénombrement direct dans l'eau de dilacération serait trop imprécis du fait, que souvent, le champignon flotte au-dessus des Nématodes et les cache.

Dans le cas des cultures en boîtes de Pétri, qui peuvent renfermer jusqu'à 4 000 individus, l'application du processus de dénombrement précédant, à l'ensemble de la population, s'avèrerait trop fastidieux. Aussi ne l'utilise-t-on que pour l'examen d'un échantillon correspondant à un secteur circulaire de la culture, représentant 1/8 de la boîte de Pétri et pris au hasard.

6. — *Modalités d'isolement des mutants*

Nous avons estimé qu'une forme anormale est due à une mutation, lorsqu'elle se transmet inchangée durant au moins cinq générations. Dans le cas contraire, nous sommes en présence d'un variant.

Notons que la détection de formes anormales à l'état adulte présente un gros inconvénient car, à ce stade, chaque femelle a pu être fécondée par un mâle dont les phénotype et génotype inconnus peuvent être différents de ceux de la femelle. Celle-ci donnera alors une descendance hétérogène. Ainsi, le moyen le plus simple pour isoler des mutants homozygotes consiste à sélectionner des larves femelles au quatrième stade (âgées de 5 à 6 jours). Dès qu'elles ont atteint la maturité sexuelle, chacune d'entre elles est croisée à un mâle de même âge, phénotypiquement identique. La nature de leur descendance est examinée durant au moins 5 générations.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Selon certaines modalités dans leur emploi, l'EMS, l'acriflavine, l'acridine, la colchicine, l'acide nitreux et les rayons X ont tous donné naissance dans la descendance des *Aphelenchoïdes composticola* traités, à des formes anormales principalement naines et géantes. Parmi elles, divers mutants ont pu être isolés. Une étude qualitative et quantitative de la production de forme de longueur anormale a été entreprise. Corrélativement, on remarque que les mutagènes peuvent exercer des effets nématicides plus ou moins violents.

I. — Effets nématicides et transformateurs des rayons X

I. 1. — *Activité nématicide*

D'une façon générale, l'activité nématicide d'un mutagène peut être due : soit à son action toxique sur la physiologie de l'organisme qu'il touche, soit à la production de mutations létales résultant d'une altération du matériel génétique. Ces mutations létales peuvent s'exprimer avec une latence plus ou moins longue.

Dans le premier cas, il s'agit d'une action directe sur le soma des adultes, des larves ou des œufs traités, entraînant leur mort.

Dans le deuxième cas, il s'agit d'une action plus ou moins retardée. En effet, il y a production soit de gamètes inviables, soit de gamètes qui ne peuvent fusionner avec leurs homologues, soit de gamètes altérés et dont la modification devient létale

au niveau de l'expression des gènes (c'est-à-dire au niveau des œufs, des larves ou même des adultes F_1).

Employée jusqu'à 2 400 *r*, l'irradiation n'est pas toxique, en ce sens qu'elle ne provoque jamais la mort des nématodes P adultes. Par contre, elle peut entraîner une diminution du nombre de descendants F_1 des Nématodes P ainsi traités. Pour savoir si cette diminution résulte d'une létalité accrue des gamètes parentaux ou d'une augmentation de la mortalité embryonnaire des œufs F_1 pondus, on a examiné les modifications du pourcentage d'éclosion des œufs F_1 en fonction de la dose irradiante qui s'est exercée soit directement sur eux, soit sur la gamétogenèse parentale.

1. 11. *Action des rayons X sur l'éclosion des œufs F_1.*

Du point de vue expérimental, nous avons irradié des Nématodes femelles adultes âgées de 9 jours au maximum, fécondées, et possédant 1 à 3 œufs dans l'utérus. L'étude de l'éclosion concerne les œufs pondus par ces Nématodes durant les 8 heures qui suivent l'irradiation.

Les rayons X ont donc pu toucher :
— soit les œufs présents dans l'utérus du Nématode adulte ;
— soit les ovocytes et les spermatozoïdes avant ou au moment de leur rencontre.

Le pourcentage d'œufs F_1 éclos est étudié en fonction du temps post-ponte. Les résultats sont consignés dans le tableau 1 et représentés par la figure 2. Un premier lot témoin (I) était constitué d'œufs pondus par des femelles P fécondées, soumises aux mêmes conditions — en particulier les changements de température dus au transport vers l'irradiateur — que les femelles irradiées, à l'exception toutefois de l'irradiation. Un deuxième lot témoin (témoin II) a été fourni par les œufs des femelles P fécondées, demeurées constamment à l'étuve à 20°C.

Toutes les irradiations s'accompagnent d'un retard dans l'éclosion des œufs. Pour les doses de 600 à 1 980 *r*, il est de 2 jours. Mais il ne semble pas imputable aux rayons X, puisque les témoins II présentent le même retard dû, dans ce cas, forcément aux changements momentanés des conditions d'élevage par suite du transfert des animaux vers l'irradiateur. Après une irradiation de 2 400 *r*, par contre, le rôle retardateur des rayons X est manifeste, puisque la première éclosion exige un délai de 6 jours.

Dans ces conditions, les comparaisons entre les pourcentages d'œufs éclos ne peuvent se faire que longtemps après la ponte, très précisément au onzième jour, point d'intersection des courbes témoins I et II. Le tableau 1 résume les résultats de l'analyse effectuée dans ces conditions grâce au test ε. On constate qu'au-delà de 600 *r*, les doses irradiantes entraînent une mortalité embryonnaire qui croît avec la dose, avec un palier au niveau de 2 000 *r*. En effet, la dose de 2 400 *r* entraîne un très faible pourcentage d'éclosion (de l'ordre de 10 p. 100), non significativement différent de celui résultant d'une dose de 1 980 *r*.

Le nombre d'œufs pondus par une génitrice en l'espace de 8 heures ne peut guère excéder 4 en moyenne. Les œufs soumis à l'irradiation doivent donc constituer un lot assez homogène, comportant des stades compris entre la fécondation de l'ovocyte mûr par un spermatozoïde mûr stocké dans la spermathèque, et les premières divisions de segmentation. Et leur mortalité découle essentiellement d'une toxicité embryonnaire des rayons X et non pas d'une létalité gamétique plus ou moins retardée.

TABLEAU I

Étude du pourcentage d'œufs F_1 éclos en fonction du temps

Expérience	Dose irradiante r	Pourcentage d'œufs éclos — Jours après la ponte								Comparaison de 2 pourcentages — Test ε
		3e	4e	5e	6e	7e	8e	9,5e	11e	
T II	0	44,4 ± 13,5	92,6 ± 7,1	92,6 ± 7,1	92,6 ± 7,1	92,6 ± 7,1	92,6 ± 7,1	92,6 ± 7,1	92,6 ± 7,1	
T I	0	0	0	26,4 ± 10,4	52,8 ± 11,8	52,9 ± 11,8	68,1 ± 11,0	80,6 ± 9,3	93,1 ± 6,0	$\varepsilon = 0{,}095$*
A	600	0	0	34,8 ± 14,0	52,2 ± 14,7	58,7 ± 14,5	67,4 ± 13,8	97,8 ± 4,3	97,8 ± 4,3	$\varepsilon = 1{,}156$*
B	950	0	0	32,7 ± 12,6	40,0 ± 13,2	45,4 ± 13,4	54,5 ± 13,4	63,6 ± 13,0	78,2 ± 12,1	$\varepsilon = 2{,}929$
C	1 460	0	0	15,2 ± 7,5	28,3 ± 9,4	32,6 ± 9,8	34,8 ± 9,9	52,0 ± 10,4	52,2 ± 10,4	$\varepsilon = 3{,}141$
D	1 980	0	0	1,4	2,8	5,6 ± 5,5	5,6 ± 5,5	5,6 ± 5,5	8,5 ± 6,7	$\varepsilon = 6{,}425$
E	2 400	0	0	0	0	2,4	6 ± 5,2	14,5 ± 7,7	14,5 ± 7,7	$\varepsilon = 1{,}157$*

T I : témoin I : Nématodes P ayant subi les mêmes conditions (y compris de déplacement) que les Nématodes en expérience, à l'exception de l'irradiation.
T II : témoin II : Nématodes P restés à l'étuve à 20°C.
A, B, C, D, E : Nématodes P irradiés à l'intensité indiquée.
Facteurs fixes de l'irradiation : I = 20 mA ; d = 40 cm ; $t = 10'$; filtre 2 mm d'Al.
* Différence non significative.

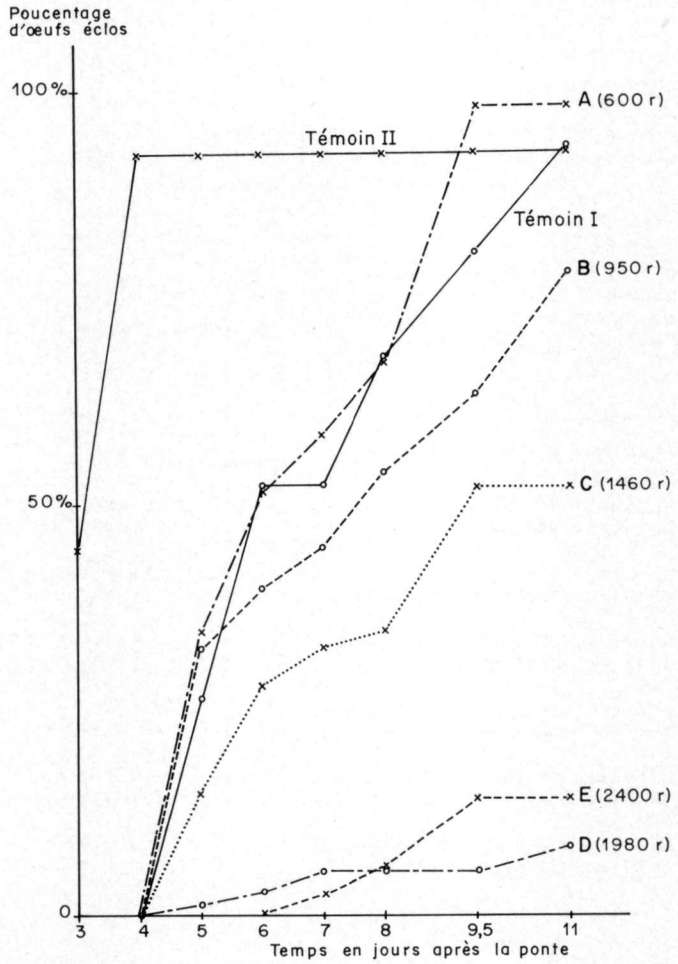

FIG. 2. — *Étude du pourcentage d'œufs* F_1 *éclos en fonction du temps après irradiation aux rayons X des parents*

Courbe témoin 1 : Nématodes ayant subi les mêmes conditions de déplacement que les Nématodes irradiés ; Courbe témoin 2 : Nématodes P restés à l'étuve à 20°C ; Courbes A, B, C, D, E : Nématodes P irradiés à l'intensité indiquée. Facteurs fixes de l'irradiation : I = 20 mA ; d = 40 cm ; t = 10 mn ; Filtre 2 mm d'Al.

1. 12. *Action des rayons X sur le nombre des descendants F_1.*

La moyenne des descendants F_1 adultes issus de lots de culture renfermant au moment de l'irradiation : d'une part, 4 couples d'adultes P âgés au maximum de 9 jours, d'autre part, 10 larves P au stade III ou IV, est calculée respectivement 10 et 12 jours après l'irradiation (tabl. 2 et fig. 3).

TABLEAU 2

Étude quantitative et qualitative de l'existence de formes de longueur anormale dans la descendance F_1 adulte de Nématodes irradiés, et influence de l'irradiation sur le nombre de descendants F_1

Dose irradiante en r	Stade et Nbre des géniteurs P au moment de l'irradiation	Nbre des descendants adultes F_1 (10 et 12 jours après l'irradiation)	Phénotype des formes anormales	Pourcentage des formes anormales	Test ε comparaison de 2 pourcentages
2 400	A (28 couples)	34 (4,86 ± 2,17/4 couples)	F	5,88*	
	L (30 larves)	16 (5,33 ± 0,47/10 larves)	F, 1 ♂ de comportement	18,75*	
2 200	A (20 couples)	31 (6,20 ± 5,19/4 couples)	F, H	25,81 ± 15,72	0,204**
	L (30 larves)	38 (12,67 ± 4,50/10 larves)	F, H	23,68 ± 13,79	
1 980	A (28 couples)	63 (19,00 ± 2,93/4 couples)	F	12,70 ± 8,39	0,035**
	L (60 larves)	72 (12,00 ± 8,39/10 larves)	F	12,50 ± 7,79	
1 500	A (20 couples)	151 (30,20 ± 20,82/4 couples)	F	6,62 ± 4,05	3,397
	L (40 larves)	61 (15,25 ± 6,54/10 larves)	F	22,95 ± 10,77	
970	A (16 couples)	86 (21,50 ± 3,64/4 couples)	F	9,30 ± 6,26	1,280**
	L (20 larves)	55 (27,50 ± 3,50/10 larves)	F	3,63*	
750	A (12 couples)	43 (14,33 ± 7,04/4 couples)	F	9,30 ± 8,85	0,004**
	L (40 larves)	140 (35,00 ± 18,21/10 larves)	F	9,28 ± 4,90	
Témoin	A (20 couples)	130 (32,67 ± 6,02/4 couples)	—	0	—
	L (20 larves)	127 (63,50 ± 7,50/10 larves)	—	0	—

N = Nématode de forme normale : l ♀ = 0,85 ± 0,03 mm ; l ♂ = 0,69 ± 0,02 mm.
F = Nématode nain : l ♀ = 0,61 ± 0,03 mm ; l ♂ = 0,54 ± 0,02 mm.
H = Nématode nain : l ♀ = 0,33 ± 0,01 mm ; l ♂ = 0,23 ± 0,01 mm.
* : écart type incalculable, car pourcentage trop voisin de zéro, ou population trop petite.
** : différence non significative.
Témoin : Nématodes ayant subi les mêmes conditions de déplacement que les Nématodes irradiés.
A : adultes âgés au maximum de 9 jours ; L : larves du troisième ou quatrième stade.
Facteurs fixes de l'irradiation : V = 180 kV ; t = 10 mn ; d = 40 cm ; filtre 2 mm d'Al.

On constate que les rayons X entraînent une diminution du nombre de descendants F_1 adultes, pour toutes les doses utilisées. Cette diminution est fonction de la dose de rayons X employée, l'irradiation semblant devenir quasiment stérilisante

vers 2 200 *r*. En deçà de cette dose, la diminution dans la descendance F_1 de larves irradiées est au moins deux fois plus importante que celle enregistrée dans la descendance F_1 d'adultes irradiés.

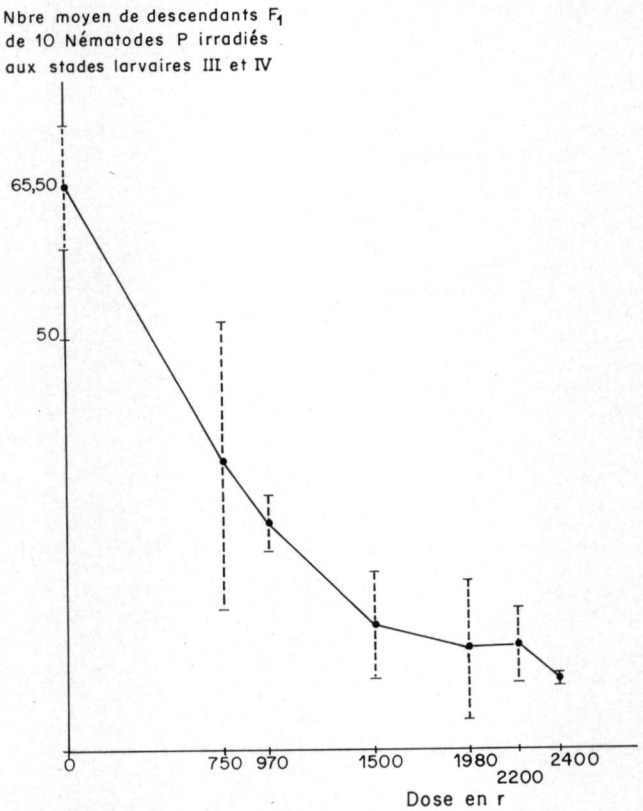

FIG. 3. — *Étude du nombre moyen de descendants* F_1 *adultes issus de* 10 *larves P irradiées* (stade III ou IV) *en fonction de la dose irradiante* (en *r*)
Intervalle de confiance au risque de 5 p. 100

Cette diminution de fécondité des larves P est déjà considérable (45 p. 100) pour des irradiations qui provoquent une très faible toxicité embryonnaire, comme 750 *r*. Elle résulte donc essentiellement d'une létalité gamétique. Comme aux stades larvaires employés, les gonades ne sont qu'à l'état d'ébauches génitales englobant des gonies au début de leur multiplication. La fécondité moindre des larves P par rapport aux adultes P irradiés traduit donc le fait que les stades précoces de la gamétogenèse sont beaucoup plus sensibles aux rayons X que les phases de maturation ovogénétique et spermatogénétique.

Des observations de la descendance F_1, s'étendant à des durées de ponte plus longues que celles correspondant aux deux premiers jours de reproduction pris en considération ici, permettraient sans doute de savoir si les processus de restauration ne pourraient pas se développer au niveau du germigène.

1. 2. — *Activité transformante : production de formes de longueur anormale dans la descendance*

Les résultats des expériences conduites à 20°C, en cultures sur gouttes sont consignés dans les tableaux 1, 2 et 3.

TABLEAU 3

Étude qualitative et quantitative de l'existence de formes de longueur anormale dans la descendance adulte F_2 de Nématodes irradiés

Dose irradiante en *r*	Stade et Nbre de géniteurs P au moment de l'irradiation	Nbre de descendants adultes F_2	Phénotype des formes anormales	Pourcentage des formes anormales	Test ε comparaison de 2 pourcentages
2 400	A (15 couples) L (28 larves)	110 71	F, G F	14,54 ± 6,72 18,31 ± 9,18	0,675**
1 980	A (15 couples) L (28 larves)	141 146	F F	9,93 ± 5,04 18,49 ± 6,43	2,070
1 500	A (6 couples) L (35 larves)	144 391	F F, H	3,47 ± 3,05 10,49 ± 3,10	2,570
970	A (15 couples) L (28 larves)	170 199	F F	11,18 ± 4,83 13,06 ± 4,78	0,550**
750	A (15 couples) L (35 larves)	122 406	F, G F	11,47 ± 5,77 10,84 ± 3,08	0,195**
Témoin	A (12 couples) L (28 larves)	136 500	— —	0 0	—

F = Nématode nain : l ♀ = 0,61 ± 0,03 mm ; l ♂ = 0,54 ± 0,02 mm.
G = Nématode nain : l ♀ = 0,51 ± 0,02 mm ; l ♂ = 0,43 ± 0,02 mm.
H = Nématode nain : l ♀ = 0,33 ± 0,01 mm ; l ♂ = 0,23 ± 0,01 mm.
N = Nématode à formes normales : 1 ♀ = 0,85 ± 0,03 mm ; 1 ♂ = 0,69 ± 0,02 mm.
** : différence non significative.
Témoin : Nématodes ayant subi les mêmes conditions de déplacement que les Nématodes irradiés.
A : adultes âgés au maximum de 9 jours ; L : larves du troisième ou quatrième stade.
Facteurs fixes de l'irradiation : V = 180 kV ; t = 10 mn ; d = 40 cm ; filtre 2 mm d'Al.

1. 21. *Étude qualitative.*

Pour toutes les doses employées, et que les Nématodes P soient irradiés à l'état adulte ou larvaire, les rayons X induisent des formes de longueurs anormales. Celles-ci correspondent essentiellement à des formes naines aussi bien femelles que mâles, que l'on peut répartir en trois classes distinctes F, G, H.

— pour la classe F $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}61 \pm 0{,}03 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}54 \pm 0{,}02 \text{ mm} \end{cases}$

— pour la classe G $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}51 \pm 0{,}02 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}43 \pm 0{,}02 \text{ mm} \end{cases}$

— pour la classe H $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}33 \pm 0{,}01 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}23 \pm 0{,}01 \text{ mm} \end{cases}$

Leurs caractéristiques diffèrent nettement de celles de la forme normale :

$$\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}85 \pm 0{,}03 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}69 \pm 0{,}02 \text{ mm} \end{cases}$$

1. 22. *Étude quantitative.*

Les résultats sont présentés dans les tableaux 2 et 3.

Le pourcentage de formes anormales, qui peut atteindre 25 p. 100, dépend de l'âge des Nématodes irradiés, et de la dose irradiante.

— *Influence de l'âge du Nématode au moment de l'irradiation.*

a) *Sur le pourcentage de formes anormales.*

On compare par des tests ε, les pourcentages des formes anormales issues de Nématodes P traités, soit à l'état larvaire, soit à l'état adulte, d'une part au niveau de la F_1, d'autre part au niveau de la F_2 (tabl. 2 et 3).

On constate ainsi que pour certains traitements, et tout particulièrement à la suite de l'emploi de doses irradiantes voisines de 1 500 *r*, l'effet transformateur des rayons X est significativement plus important sur des larves que sur des adultes irradiés.

b) *Sur la génération d'apparition des différentes formes naines.*

L'influence s'exerce différemment sur les trois classes naines F, G et H, définies précédemment (paragr. 1. 21). Apparemment, la présence de la forme F ne présente aucune corrélation avec l'âge parental, puisqu'elle est apparue après tous les traitements. Il semble, qu'il n'en soit pas de même pour la forme H, puisqu'on ne la voit apparaître en F_1 qu'après une dose de 2 200 *r*, et en F_2 qu'après une dose de 1 500 *r*. Cependant, on ne peut écarter totalement une influence prépondérante de l'âge parental, puisque la forme H ne se produit en F_2 qu'après traitement des larves P. Par contre, l'influence de l'âge parental est manifeste sur la forme G, qui n'apparaît qu'en F_2, et seulement après traitement des Nématodes P adultes aux doses irradiantes de 750 *r* et 2 400 *r*.

— *Influence de la dose irradiante sur le pourcentage de formes anormales dans la descendance.*

En général, aussi bien pour les irradiations des larves que des adultes, ce pourcentage augmente avec la dose. Cependant, une irradiation de 2 400 *r* agissant sur des Nématodes adultes, induit en F_1 un pourcentage de formes anormales très faible. Ceci peut s'expliquer par le fait que cette dose très toxique (paragr. 1. 1) induit essentiellement des mutations létales. Notons, en outre, sans que ce travail puisse fournir une explication satisfaisante, que les pourcentages de formes anormales chutent pour des irradiations comprises entre 1 000 et 1 500 *r*.

2. — Effets nématicides et transformateurs des mutagènes chimiques

Tous les mutagènes chimiques ont été testés sans tenir compte de l'état adulte ou larvaire des Nématodes au moment du traitement. Les expériences ont essentiellement été conduites dans le cadre des cultures sur goutte. Cependant, pour les traitements à l'EMS, le comportement des Nématodes a, en outre, été examiné sur boîte de Pétri. L'action des mutagènes a été étudiée jusqu'en F_3.

2. 1. — *Activité nématicide*

Les résultats obtenus jusqu'en F_1 sont consignés dans le tableau 4.

Nous avons examiné le pouvoir nématicide de chacun des mutagènes, sans chercher à le relier avec l'âge des Nématodes P au moment où ils sont traités. Mais il est toujours fonction de deux facteurs : la concentration et le temps d'action du mutagène.

2. 11. *Toxicité.*

La toxicité se traduisant par la mort des parents P est notée :

— pour de fortes concentrations en EMS 4, 2 et 1 p. 100,
— et pour une faible concentration en acide nitreux (0,05 p. 100).

2. 12. *Production de mutations létales.*

L'induction de mutations létales, que l'on remarque à la diminution de la population F_1 adulte, a tout d'abord été étudiée avec l'EMS :

a) pour 6 heures d'action, la concentration 1 p. 100 induit la létalité de 50 p. 100 des Nématodes F_1, et alors que des concentrations égales ou inférieures à 0,5 p. 100 sont sans effet ;

b) pour 24 heures d'action, la concentration 1 p. 100 induit la létalité de 50 p. 100 des Nématodes F_1 ; mais à partir de la concentration 0,5 p. 100, on ne note plus cet effet.

Quand on considère l'ensemble des mutagènes, on arrive à la conclusion suivante :

a) l'EMS, l'acriflavine et la colchicine induisent des mutations létales pour des doses semblables : 24 heures à 0,5 p. 100 provoquent déjà une forte létalité F_1 ;

b) l'acridine n'a aucun pouvoir nématicide pour les doses utilisées.

2. 2. — *Activité transformante : production de formes de longueur anormale*

2. 21. *Étude qualitative.*

Les résultats sont consignés dans le tableau 5.

Lorsque l'acridine, l'acriflavine, la colchicine et l'acide nitreux induisent des formes anormales, celles-ci sont toujours des géants (M), quels que soient les temps

TABLEAU 4

Détermination de la toxicité des mutagènes chimiques

Concentrations (%)	Durée d'emploi (h)	Mort des Nématodes traités (dose DL 100 p. 100) dans la solution mutagène	Aucun effet sur le nombre de descendants F_1	Létalité totale des Nématodes F_1	Diminution du Nbre de descendants en F_1 en pourcentage A/B = valeurs exactes
4	1″	EMS			
2	15″ 4 h 6 h	 EMS EMS		EMS	
1	1 h 6 h 24 h	 EMS			EMS diminution de 49,1 p. 100 540/1060 EMS diminution de 53,8 p. 100 490/1060
0,5	1 h 3 h 6 h 16 h 20 h 23 h 24 h 40 h 69 h		EMS Acridine EMS Colchicine Acridine Acridine		Acriflavine diminution de 96,2 p. 100 2/52 EMS diminution de 55,7 p. 100 470/1060 Colchicine diminution de 53,9 p. 100 24/52
0,25	2 h 6 h 24 h		EMS EMS		EMS diminution de 46,2 p. 100 570/1060
0,2	6 h 20 h 25 h 28 h		Acridine Acridine Acriflavine Acridine		
0,1	24 h 27 h 73 h		EMS-Acridine Acriflavine Acridine		
0,05	1 h 30 3 h	Acide Nitreux	Acide Nitreux		

A : Nombre de Nématodes F_1 après traitement des géniteurs par le mutagène.

B : Nombre de Nématodes F_1 issus de géniteurs élevés dans des conditions rigoureusement identiques à celles des Nématodes traités.

TABLEAU 5

Génération d'apparition des différentes anomalies touchant à la longueur des Nématodes descendants F_1, F_2 ou F_3 de géniteurs traités avec des mutagènes chimiques

Concentration (%)	Durée d'emploi (h)	Pas d'apparition de formes anormales	Apparition de formes anormales en F_1	Apparition de formes anormales en F_2	Apparition de formes anormales en F_3
1	1 6				EMS **C** EMS **D**
0,5	1 3 6 16 20 23 24 40 69	EMS Acriflavine Acridine	Acridine **M** P = 6,66 (30) G Acridine **M** P = 4,8 (63) G	EMS **D** P = 0,4 ± 0,02 (3 012) BP Colchicine **M** P = 2 (102) G	EMS **B**, **C**, **D**, **E** P = 1,4 ± 0,4 (4 057) BP Colchicine **M** P = 14,3 ± 5,9 (140) G
0,12	2 6 24	EMS EMS			EMS **A**, **D** P = 1,1 ± 0,4 (3 032) BP
0,2	6 20 25 68	 Acridine Acridine	Acridine **M** P = 6,9 ± 6,6 (58) G	Acriflavine **M** P = 9,1 ± 7,8 (55) G	
0,1	24 27 73	 Acridine	Acridine **M** P = 2,4 (41) G	EMS **C**, **D** P = 4,5 ± 0,7 G Acriflavine **M** P = 6,8 ± 4,6 (118) G	
0,05	1 h 30			Acide nitreux **M** P = 6,6 ± 5,2 (91) G	

( ) : effectif de la population totale (normaux + anormaux)

P : pourcentage d'apparition des formes anormales.

Type de culture : BP = culture sur boîte de Pétri ; G = culture sur goutte.

L'écart type des pourcentage voisins de zéro sont : soit très grands, soit incalculables.

Formes naines { A = l ♀ = 0,18 ± 0,02 mm ; l ♂ = 0,13 ± 0,01 mm
B = l ♀ = 0,37 ± 0,02 mm ; l ♂ = 0,34 ± 0,01 mm
C = l ♀ = 0,42 ± 0,02 mm ; l ♂ = 0,39 ± 0,01 mm

Forme géante : M = l ♀ = 1,02 ± 0,03 mm ; l ♂ = 0,90 ± 0,01 mm

D = l ♀ = 0,55 ± 0,02 mm ; l ♂ = 0,50 ± 0,02 mm
E = l ♀ = 0,63 ± 0,03 mm ; l ♂ = 0,55 ± 0,02 mm

d'action et les concentrations utilisées. Ces géants peuvent être définis par leur longueur moyenne à l'état adulte, 9 jours après le repiquage des géniteurs sur goutte de culture ; elle est de $l = 1{,}02 \pm 0{,}03$ mm pour la femelle, $l = 0{,}90 \pm 0{,}01$ mm pour le mâle.

Par contre, l'EMS donne essentiellement naissance à des formes anormales naines qui peuvent être réparties en cinq classes A, B, C, D, E. Ces cinq classes qui rappelons-le, ne correspondant pas forcément à des souches mutantes, sont définies, par la longueur moyenne des Nématodes adultes, 9 jours après le repiquage des géniteurs sur goutte de culture.

— Pour la classe A $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}18 \pm 0{,}02 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}13 \pm 0{,}01 \text{ mm} ; \end{cases}$

— Pour la classe B $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}37 \pm 0{,}02 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}34 \pm 0{,}01 \text{ mm} ; \end{cases}$

— Pour la classe C $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}42 \pm 0{,}02 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}39 \pm 0{,}01 \text{ mm} ; \end{cases}$

— Pour la classe D $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}55 \pm 0{,}02 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}50 \pm 0{,}02 \text{ mm} ; \end{cases}$

— Pour la classe E $\begin{cases} l \text{ femelle} = 0{,}63 \pm 0{,}03 \text{ mm} \\ l \text{ mâle} = 0{,}55 \pm 0{,}02 \text{ mm.} \end{cases}$

2. 22. *Étude quantitative.*

A partir des résultats rassemblés dans le tableau 5, on peut faire les constatations suivantes :

a) *Génération d'apparition des formes anormales.*

En F_1, seule l'acridine induit des formes anormales. Celles-ci n'apparaissent qu'à partir de la F_2 pour tous les autres mutagènes.

b) *Influence de la dose du mutagène sur l'apparition de formes anormales.*

D'une façon générale, des concentrations fortes (> 1 p. 100) ne sont pas plus transformantes que des concentrations faibles, car elles sont, comme nous l'avons vu dans le chapitre 2. 1., toxiques. Au niveau des faibles concentrations, le paramètre durée d'action est très déterminant. Une comparaison des effets de l'EMS et de l'acridine, nous conduit à constater, cependant, les différences à ce sujet. En effet, à faible concentration, par exemple à 0,25 p. 100, l'EMS doit agir durant un temps assez long (entre 6 et 24 heures) pour qu'il y ait apparition de formes morphologiquement anormales. Pour l'acridine, par contre, à une concentration analogue (0,2 p. 100), le nombre de formes anormales s'annule lorsque le temps d'action augmente.

c) *Pourcentage d'apparition des formes anormales.*

D'une façon générale, ce pourcentage est relativement très important puisque, quelle que soit la génération F_1, F_2 ou F_3 étudiée après culture sur goutte des géniteurs traités, il est compris entre 2 et 10 p. 100 pour toutes les concentrations muta-

gènes efficaces. Des pourcentages du même ordre, quoique légèrement plus faibles (de 0,04 à 8 p. 100), sont observés en F_2 et F_3 dans les cultures sur boîtes de Pétri des géniteurs P traités à l'EMS.

3. — Nature des formes anormales produites

La nature variante ou mutante des formes anormales a été déterminée pour le nanisme. Ces nains ont été induits :

— d'une part, par les rayons X (F, G, H) ;
— d'autre part, par le traitement à l'EMS 0,5 p. 100 agissant 24 heures (A, B, C, D, E)

Seules les formes naines G et H se sont avérées être exclusivement variantes. Dans tous les autres cas, au moins un mutant a pu en effet être isolé suivant le processus décrit au paragraphe 6 de « Matériels et Méthodes ».

a) Un mutant nain de type F induit par une dose de rayons X de 1 500 *r* et apparu en F_1 ;

b) Quatre mutants nains de type B, C, D, E, induits par le traitement de 24 heures à l'EMS 0,5 p. 100 et apparus en F_3 sur une même goutte de culture.

L'étude du déterminisme génétique des mutations naines, C, D et F isolées a été fait grâce à des « test cross » et des tests de complémentarité.

Ces mutations se révèlent être des caractères récessifs monofactoriels, non liés au sexe. Les mutants C et D sont contrôlés chacun par un allèle différent d'un même gène.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET DISCUSSION

De l'ensemble des résultats obtenus, trois points retiennent l'attention :

— l'activité transformante des mutagènes ;
— le pouvoir nématicide des mutagènes ;
— le déterminisme des mutations naines.

1. — *Activité transformante des mutagènes*

C'est dans ce domaine que notre travail semble le plus intéressant. Il fournit, en effet, plusieurs résultats originaux.

a) Chez les Nématodes phytoparasites, des formes morphologiquement anormales peuvent être obtenues sous l'effet de mutagènes chimiques et d'un mutagène physique, les rayons X. Ceci n'est possible qu'à la suite de l'établissement de la définition des limites d'emploi de ces mutagènes, de façon à éviter leur toxicité (cf. chapitre 2). Dans ces conditions, on constate que la production de formes anormales peut être considérable, puisqu'elle peut atteindre 25 p. 100.

b) Les modifications du caractère longueur du corps peuvent être très amples, s'étendant chez *Aphelenchoïdes composticola* du nanisme au gigantisme. A l'intérieur

du nanisme, il existe des classes assez tranchées. En effet, à partir de chaque classe, on a pu isoler une souche mutante et pour un mutagène considéré, les souches mutantes isolées se sont avérées parfaitement distinctes l'une de l'autre du point de vue longueur. Par ailleurs, les écarts existant entre les longueurs maximales et minimales des différentes souches sont toujours très significatifs.

c) Les mutagènes paraissent présenter une certaine spécificité dans leur activité transformante. Les rayons X induisent uniquement des nains qui appartiennent à trois classes distinctes. Les mutagènes chimiques, par contre, donnent naissance à des formes anormales différentes suivant le mutagène employé. Ainsi, l'EMS induit des nains qui se rangent en cinq classes distinctes, différentes de celles fournies par les rayons X. L'acriflavine, l'acridine, la colchicine, l'acide nitreux, dans les conditions de leur emploi, n'ont donné naissance qu'à des géants.

d) Seuls les géants induits par l'acridine et les nains par les rayons X, sont apparus dès la F_1. Toutes les autres formes anormales issues de traitement à l'EMS, l'acriflavine, la colchicine et l'acide nitreux sont apparues en F_2 ou F_3.

2. — *Pouvoir nématicide des mutagènes*

Dans les conditions où nous les avons utilisés, tous les mutagènes, à l'exception de l'acridine, ont montré une activité nématicide due, soit à leur toxicité, soit à l'induction de mutations létales.

a) La toxicité peut s'excercer sur les géniteurs, mais également sur les œufs. En ce qui concerne les mutagènes chimiques, à l'exception de l'acide nitreux, elle demande des concentrations fortes (au moins 1 p. 100), en tous cas incompatibles avec les données économiques et biologiques de la lutte nématicide. La même conclusion s'impose pour les rayons X, puisque des doses supérieures à 2 400 *r* sont nécessaires. Après des essais effectués en collaboration avec CAUBEL et MUGNIERY (I. N.-R. A. de Rennes), nous notons que de telles doses sont également incapables de détruire des Nématodes phytoparasites tels que *Ditylenchus dipsaci* et *Heterodera rostochiensis*.

A titre comparatif, signalons qu'une dose de 2 000 *r* utilisée sur *Drosophila melanogaster* n'est pas toxique pour les géniteurs (PROUST, 1969). Sur le charançon *Sitophilus sasaki* exposé aux rayons γ, NARDON (1963) constate qu'une dose de 5 000 *r* suffit pour assurer la destruction de cet insecte.

b) La production de mutations létales affectant particulièrement les stades précoces de la gamétogenèse, entraîne une diminution de la population F_1 issue des géniteurs traités. Cette diminution croît avec l'intensité irradiante. Une dose de 2 400 *r* induit une disparition voisine de 90 p. 100 de la descendance F_1 adulte. Des travaux réalisés sur *Ditylenchus dipsaci* conduisent sur ce point à des résultats identiques. Notons que des résultats comparables s'observent chez les Insectes. En effet, une irradiation de 2 000 *r* induit aussi une nette diminution de la population F_1 de *Drosophila melanogaster* (PROUST, 1969) et du charançon *Sitophilus sasaki* (NARDON, 1963). Par contre, chez le Nématode libre *Caenorhabditis elegans*, OUAZANA (communication personnelle, Laboratoire de Nématologie de Lyon) n'observe qu'une diminution voisine de 50 p. 100 de la population F_1, pour une dose de 10 000 *r*. On peut

donc dire, que si la sensibilité des Nématodes aux irradiations est relativement importante, elle serait cependant plus grande chez les formes phytoparasites. Mais il faut remarquer que ces derniers sont à sexes séparés, alors que *Caenorhabditis elegans* est un hermaphrodite.

Dans le cas des mutagènes chimiques, on note également un net amoindrissement de la descendance d'*Aphelenchoïdes composticola*, après traitement à l'EMS, la colchicine, l'acriflavine, pour des concentrations de 1 à 0,25 p. 100.

SAMOÏLOFF *et al.* (1971) constatent aussi une baisse de fécondité chez le Nématode libre *Panagrellus silusiae*, après l'utilisation d'une concentration de 0,2 p. 100 d'EMS.

Là encore, les résultats obtenus sur les Nématodes ne semblent guère différer de ceux enregistrés chez les Insectes. En effet, l'EMS 4 p. 100 induit également des mutations létales chez *Drosophila melanogaster* (EPLER, 1966).

c) On peut se demander s'il n'existerait pas, jusqu'à un certain seuil, une corrélation entre l'intensification de la diminution de la population F_1 et l'augmentation de la fréquence des Nématodes anormaux. En ce qui concerne les mutagènes chimiques, les résultats obtenus, malheureusement trop disparates et insuffisamment précis, permettent seulement de le soupçonner.

Les rayons X fournissent des données plus probantes. En effet, lorsque l'on compare les tableaux 1 et 2, on s'aperçoit que la diminution de la population F_1 et les pourcentages d'apparition de formes anormales varient dans le même sens (par exemple à une forte diminution correspond un fort pourcentage).

3. — *Le déterminisme des mutations naines*

La propension particulière des Nématodes à se transformer en organismes nains, peut se concevoir de deux façons totalement opposées :

— soit de nombreuses voies différentes, organogénétiques et métaboliques conduisent au nanisme et la multiplicités des voies rend la production d'une d'entre elles relativement fréquente ;

— soit un très petit nombre de voies existe, mais dont la probabilité de réalisation est élevée, du fait d'une intense mutabilité d'une certaine fraction du matériel génétique informationnel.

Chez *Caenorhabditis elegans*, les analyses génétiques par BRUN (1971), DION (1970-1971), CADET (1973), OUAZANA (communication personnelle), des mutants nains obtenus semble en faveur de la première hypothèse.

On ne peut trancher actuellement chez *Aphelenchoïdes composticola*. En effet, un test de complémentarité serait nécessaire pour savoir si la mutation F est originaire du même locus que les mutations C et D. Cependant, la première hypothèse semble être la plus vraisemblable. Deux arguments au moins justifient cette position. Tout d'abord, on constate que l'apparition des mutations diffère selon les mutagènes utilisés soit en F_1, soit en F_2, soit en F_3. En outre, l'EMS induit cinq classes différentes de nains, alors que les rayons X donnent naissance à trois autres classes naines. Dans ces conditions, il est logique d'envisager que certaines mutations conduisant au nanisme doivent être dominantes. L'induction de ces mutations dominantes, certainement assez rares, comme nous l'apprend la littérature mutagénique, pourra

probablement être obtenue par des traitements composites (rayons X, EMS), selon la technique utilisée sur *Drosophila melanogaster* par SHARMA, PRAKASH, GROUER (1970). Utilisées comme marqueurs génétiques, ces mutations dominantes pourraient conduire à d'importants progrès dans les études de comportement, de physiologie et d'hérédité des Nématodes phytoparasites.

Reçu pour publication en novembre 1973.

REMERCIEMENTS

Les auteurs sont très reconnaissants envers M. BILIOTTI, Inspecteur Général de l'I. N. R. A., et le Comité « Équilibres et Lutte biologique » de la D. G. R. S. T., qui ont pris ce travail en considération et ont contribué à son élaboration.

SUMMARY

PHYSICAL AND CHEMICAL MUTAGENESIS ON A MYCOPHAGOUS NEMATODE *APHELENCHOIDES COMPOSTICOLA* (M. T. FRANKLIN, 1957)

Chemical mutagens as EMS, acriflavine, acridine, colchicine, nitrous acid and physical mutagens, such as X rays, have been used on the gonochoric mycophagous Nematode *Aphelenchoïdes composticola*.

They show a nematicid activity due, to their toxicity on treated Nematodes and to the induction of lethal mutations affecting particularly early stages of gametogenesis. They produce abnormal strains dwarfs or giants (up to 25 p. 100 of the population).

Concentrations of chemical mutagens varying from 0.2 to 0.5 p. 100 correspond to the optimal production of abnormalities. Similar results were obtained by irradiations near to 2 000 *r*. The action of the mutagens shows some differences :

- EMS and X rays generally produce dwarfs, whereas acriflavine, acridine, colchicine or nitrous acid induced only giants.
- Abnormal strains appear :
  — in the F_1, generation by X rays or acridine treatments ;
  — in the F_2 or F_3 generation by acriflavine, colchicine, nitrous acid or EMS action.

The abnormal strains could be either variants or mutants and from these we select :

— four dwarfs B, C, D, E, induced by EMS 0.5 p. 100 for 24 hours appearing in the F_3 generation ;

— or a dwarf F induced by irradiation of 1 500 *r* appearing in the F_1 generation.

All these selected mutants are autosomal recessive single factors D and C controlled by two alleles of the some locus.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CADET P., DION M., 1973. Production of *Caenorhabditis elegans* mutants under the effet of ethyl methane sulfonate (EMS). *Nematologica*, **19**, 117-118.

DION M., 1970. Genic maping of a nematoda : study of two dwarf mutants of *Caenorhabditis elegans*. MAUPAS Var, Bergerac. *C. R. du 10e Symposium International de Nématologie, Pescara*, 8-13 septembre 1970.

DION M., BRUN J., 1971. Cartographie du Nématode libre *Caenorhabditis elegans*, MAUPAS, 1900 variété Bergerac. *Molec. Gen. Genetics*, **112**, 113-151.

EPLER J. L., 1966. EMS induced lethals in *Drosophila melanogaster*. Frequency dose relations and multiple mosaïcim. *Genetics*, **54**, 31-36.

NARDON P., 1963. Les possibilités d'emploi des radiations dans la lutte contre les Insectes. *Phytoma*, **144**, 7-12.

NIGON V., DOUGHERTY C., 1950. A dwarf mutation in a Nematode. A morphological mutant of *Rhabditis briggsae* a free living soil nematode. *J. Heredity*, **40**, I, 4, 103-109.

PERSON F., 1972. Chemical mutagenesis in *Aphelenchoïdes composticola* (FRANKLIN, 1957). *C. R. XIth International Symposium of Nematology, Reading*, 3 to 8 September 1972.

PERSON F., 1973. *Mutagenèse et déterminisme génétique du nanisme chez un Nématode mycophage* Aphelenchoïdes composticola FRAN. Thèse de Docteur Ingénieur de l'Université Claude-Bernard Lyon I, 64 p.

PROUST J., 1969. Action d'un pré-traitement des femelles des *Drosophila melanogaster* avec l'actinomycine D sur la fréquence des létaux dominants induits par les rayons X dans les spermatozoïdes mûrs. *C. R Acad. Sc.* Paris, **269**, 86-88.

SAMOILOFF M. R., SMITH M. C., 1971. Fecundity of *Panagrellus silusiae* treated with EMS and 5 bromouracile. *J. Nemat.* **3**, 299-300.

SHARMA R. P., PRAKASH-GROVER R., 1970. Interaction of mutational lesions induced by EMS and γ rays in males of *Drosophila*. *Mutation Res.*, **10**, 221-226.

SIDDIQUI I. A., VIGLIERCHIO D. R., 1970. The effects of gamma irradiation on the mobility, infectivity, reproduction and morphology of *Ditylenchus dipsaci*. *Nematologica*, **4**, 459-469.

STURHAN D., 1970. Intraspezifische Variabilität und Mutationen bei Nematoden. *Proc. IX Int. Nem. Symposium* (*Warsaw*, 1967), 209-220.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 131-147.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

LES PHÉROMONES CHEZ LES SCOLYTIDES DES CONIFÈRES

P. CARLE

Station de Recherches forestières, I. N. R. A.,
Avenue A. Vivaldi,
84000 Avignon

RÉSUMÉ

La possibilité d'une utilisation pratique des phéromones sexuelles d'Insectes en milieu forestier comme procédé de lutte biologique a provoqué ces dernières années un important développement des recherches entreprises sur les problèmes d'attractivité des Scolytides des conifères.

Nous rendons compte ici des travaux accomplis sur la phase la plus complexe de ces relations, *l'attraction secondaire*, en traitant successivement de sa mise en évidence, des sites de production des phéromones et des modalités d'émission des substances attractives, de leur isolement et de leur identification biochimique. Les phénomènes d'intercommunication par messagers chimiques durant la phase d'attraction secondaire sont également abordés : facteur hôte et attraction secondaire, antagonismes naturels des réponses aux mélanges attractifs, communication interspécifique et attraction secondaire, récepteurs et réponse antennaire. Enfin, nous faisons le point des essais d'utilisation pratique des attractifs à base de phéromones.

Au cours des dix dernières années, d'importants progrès ont été accomplis dans la connaissance des mécanismes d'intercommunication et d'orientation vers la plante hôte chez les Scolytides des conifères grâce à l'étude des phéromones et des phénomènes d'attraction.

Devant la multiplicité et la diversité de ces recherches, la complexité des informations recueillies et l'intérêt particulier que revêt ce sujet pour l'Entomologie forestière, il nous est apparu opportun de faire le point des résultats jusqu'à présent obtenus et d'envisager les perspectives d'utilisation pratique qui en découlent. Au préalable, nous soulignerons certains aspects éthologiques originaux des Scolytides et préciserons l'acception des termes qui s'y rapportent.

La famille des *Scolytidae* se caractérise par une très grande variabilité de comportement selon les espèces : les unes sont strictement monophages, les autres très polyphages ; certaines,

après avoir atteint leur hôte, doivent obligatoirement sélectionner leurs lieux de pénétration, d'autres sont indifférentes à ce choix ; enfin, les unes ne présentent aucune tendance au rassemblement sauf en période d'accouplement, alors que les autres, au contraire, témoignent d'un comportement de groupement bien établi. De cette dernière observation découlent d'ailleurs toutes les recherches actuelles sur l'attractivité de ces insectes. Ainsi, il apparaît maintenant que la colonisation de l'hôte par les Scolytides est déterminée par les odeurs qui en émanent. Selon les espèces, les attaques s'effectuent en une ou deux phases successives, la phase initiale étant celle de l'attraction primaire, l'autre celle de l'attraction secondaire.

L'attraction primaire est exclusivement exercée par la plante-hôte à la suite de circonstances particulières (traumatismes accidentels, physiologiques ou pathologiques, locaux ou généralisés, etc.). Tous les arbres atteints deviennent alors des foyers d'attraction et sont susceptibles d'être attaqués par les Scolytides ce qui assure du même coup la « dispersion » de ces insectes au sein du peuplement.

L'attraction secondaire est consécutive à la pénétration dans l'hôte des premiers individus (individus pionniers) de l'espèce. Elle a lieu avant leur appariement et se traduit par la colonisation massive des premiers arbres attaqués. Son support olfactif résulte de la combinaison de deux types d'émissions odorantes, l'une provenant de l'Insecte, l'autre de la plante. Les substances inductrices du phénomène sécrétées par l'Insecte sont dénommées « phéromones d'agrégation ».

A la suite de nombreux auteurs nous qualifierons de *phéromones* les substances qui sécrétées à l'intérieur d'un organisme animal, peuvent provoquer, chez les individus qui les détectent, une réaction spécifique inductrice de modifications de comportement ou de processus de développement.

Notre intention est de nous limiter à l'analyse des résultats des études entreprises sur le phénomène complexe de l'attraction secondaire ; néanmoins il sera parfois nécessaire, pour une meilleure compréhension de l'ensemble, de rappeler certaines conséquences sur l'Insecte de la phase d'attraction primaire du Végétal.

I. — MISE EN ÉVIDENCE DE L'ATTRACTION SECONDAIRE CHEZ LES SCOLYTIDES

Dès 1930 Pearson décèle une attraction secondaire chez *Dendroctonus brevicomis*. Cinq ans après, Caird (1935) reproduit ce phénomène chez *D. frontalis* en disposant à la base d'arbres sains des écorces de pin contenant des jeunes adultes en début de pénétration. Plus tard, Anderson (1948) démontre chez *Ips pini*, le rôle essentiel des premiers individus pionniers et apporte la preuve que la pénétration des mâles dans l'écorce, présente un effet attractif plus grand que la seule attraction directe par l'hôte. Enfin, Hierholzer (1950) complète cette observation par celle de femelles d'*Ips curvidens* qui, lachées sur des fragments d'écorce, vont rejoindre les mâles au cours du creusement de leur chambre d'accouplement. Leur contact avec les déchets des mâles paraît être le stimulus-guide et les mouvements rapides de leurs antennes suggèrent une excitation olfactive.

Après la prise de conscience de l'incidence économique des très graves dommages causés aux États-Unis par les Scolytides dans les forêts de conifères (cinq fois plus élevés que les dégâts d'incendie) débute, en Amérique du Nord vers 1960, une période de recherches intensives ayant pour objectif pratique à long terme la mise au point d'une nouvelle méthode d'intervention basée sur les attractifs sexuels.

Parallèlement à des études biologiques approfondies sur les espèces les plus dangereuses (Gara et Vité, 1962 ; Rudinsky, 1963 ; Gara, 1963, etc.), la confirmation de l'existence

d'une attraction secondaire chez les Scolytides des résineux est alors simultanément obtenue chez *Ips confusus* au champ (Wood et Vité, 1961) comme au laboratoire (Wood, 1962 *a*) et *Dendroctonus pseudotsugae* (Lejeune *et al.*, 1961) après la mise au point de techniques appropriées (Vité et Gara, 1961). Chez la première espèce, l'attaque massive révélatrice de l'attraction secondaire est toujours concomitante de la présence de mâles sexuellement mûrs en début de pénétration dans l'écorce, chez la seconde de celle des femelles aptes à la ponte. Dans les deux cas, le succès préalable de l'attaque des individus pionniers est indispensable au déclenchement de la phase d'invasion secondaire (Vité et Wood, 1961 ; Wood, 1962 *a*). Bien que les attaques primaires se répartissent au hasard, les concentrations massives — chez différentes espèces de *Dendroctonus* — ont surtout lieu sur les arbres qui, par suite d'une faible pression d'exsudation des oléorésines (donnée indiquant une activité physiologique réduite), assurent une meilleure survie des insectes pionniers. McMullen et Atkins (1962) puis Rudinsky (1963) soulignent que chez *D. pseudotsugae*, la présence du mâle réduit l'intensité de l'attraction par la femelle mais que le mélange composé de produits émanants de l'insecte et de son hôte est à l'origine de l'attraction de masse. Enfin, Wood (1962 *b*) montre, en laboratoire, la nécessité de la maturité sexuelle des individus pionniers.

Simultanément à l'initiation d'études analogues sur d'autres espèces (Rudinsky et Daterman, 1964 *a* et *b* ; Vité *et al.*, 1964 ; Wilkinson, 1964 ; Mason, 1965 ; Vité, 1965 *a*, etc.) s'intensifient les travaux visant à préciser les relations entre l'évolution physiologique des animaux et celle de leur pouvoir attractif. Gara (1963) chez *I. confusus* observe que le vol des insectes n'est pas indispensable à leur réponse à l'attraction et que les différences individuelles de réponse sont davantage dues à des disparités d'état physiologique qu'à une hétérogénéité de nature génétique.

En règle générale, chez les espèces polygames, les individus pionniers sont les mâles (genre *Ips*, *Pityokteines*, *Orthotomicus*, *Pityogenes*, *Gnatotrichus*, *Pityophtorus*, etc.), chez les monogames ce sont les femelles (*Trypodendron*, *Dendroctonus*, *Blastophagus*, etc.). La phase d'attraction semble débuter plus ou moins tôt selon les espèces. Vité *et al.* (1972) montrent que le mâle d'*I. confusus*, et celui d'autres espèces d'Ips, peut émettre une phéromone avant sa pénétration sous écorce. Ce même phénomène est également observé chez les femelles de *D. frontalis* (Vité et Renwick, 1968 ; Kinzer *et al.*, 1969). Les substances attractives peuvent aussi être émises après la pénétration de l'insecte sous écorce : c'est le cas chez *Ips confusus* (Wood et Bushing, 1963) quelques heures après la prise alimentaire et plus tardivement encore chez les femelles de *Trypodendron lineatum* (Chapman, 1966).

La phase d'attraction est toujours étroitement liée à l'état physiologique de l'animal : la maturité sexuelle et l'exercice du vol en sont les deux conditions essentielles.

Chez les espèces devant acquérir leur maturation sexuelle après émergence, l'attraction ne débute que lorsque l'adulte pionnier est sexuellement mûr. C'est notamment le cas chez *Pityokteines curvidens* (Chararas, 1966, 1968) et *Blastophagus destruens* (Carle, 1973). Dans la plupart des cas, l'attraction se poursuit tant que la rencontre des sexes n'a pas lieu puis diminue ensuite. Cependant, chez *T. lineatum* dont l'accouplement s'effectue à l'extérieur de l'arbre, les femelles même fécondées, émettent des substances attractives pendant le forage de leur galerie (Chapman, 1966 ; Rudinsky, 1966 *b*). Si la maturation sexuelle des individus pionniers est toujours indispensable, leur virginité n'est pas obligatoire. Ainsi, chez les femelles de *D. pseudotsugae* en re-émergence (Jantz et Rudinsky, 1965, 1966) l'attraction reprend dès leur pénétration sur un nouvel hôte.

Les observations du comportement des insectes en vol et de leurs réactions aux attractifs (Rudinsky et Daterman, 1964 *a*, Coster et Gara, 1968) prouvent que l'exercice du vol complète la maturation sexuelle de l'animal et qu'il est, de plus, nécessaire à une meilleure réponse des insectes (Bennett et Borden, 1971). D'autres conditions, souvent mal connues influent aussi sur la phase d'attraction. Ainsi, Borden *et al.* (1969) chez *T. lineatum* signalent une augmentation des émissions attractives après l'application d'hormones juvéniles sur les insectes.

TABLEAU I

Scolytides des conifères
dont l'attraction secondaire ou l'émission de phéromones a été mise en évidence

Espèces	Tribu	Auteurs (s) et année de première mention		Sexe attractif
Ips pini SAY	Ipina	ANDERSON	1948	mâle
I. curvidens GERM.	—	HIERHOLZER	1950	—
I. confusus LECONTE, *paraconfusus* LANIER	—	WOOD et VITÉ	1961	—
I. grandicollis EICHH.	—	WILKINSON	1964	—
I. calligraphus GERM.	—	WILKINSON	1964	—
I. typographus L.	—	VITÉ	1965	—
I. acuminatus GYLL.	—	BAKKE	1967	—
I. sexdendatus BOERN.	—	CHARARAS	1972	—
I. avulsus EICHH.	—	MASON	1969	—
I. amiskwiensis HOPK.	—	LANIER	1970	—
I. borealis EICHH.	—	LANIER	1970	—
I. pilifrons SWAINE	—	LANIER	1970	—
I. integer EICHH.	—	LANIER	1970	—
I. plastographus LECONTE	—	LANIER	1970	—
I. latidens LECONTE	—	WOOD, STARK, SILVERSTEIN et RODIN	1967	—
I. ponderosae SW.	—	VITÉ et GARA	1962	—
I. knausi SW.	—	VITÉ, BAKKE et RENWICK	1972	—
I. bonanseai HOPK.	—	VITÉ, BAKKE et RENWICK	1972	—
I. cribricollis EICHH.	—	VITÉ, BAKKE et RENWICK	1972	—
Pityokteines spinidens REIT.	—	CHARARAS	1968	—
P. curvidens GERM.	—	CHARARAS	1966	—
P. vorontzovi JACOB.	—	CHARARAS	1966	—
Orthotomicus erosus WOLL.	—	CHARARAS et M'SADDA	1970	—
O. sabinianae HOPK.	—	VITÉ	1965	—
Pityogenes carinulatus LECONTE	Pityogenina	VITÉ	1965	—
P. calcaratus EICHH.	—	CHARARAS	1971	—
Gnatotrichus sulcatus LECONTE	Gnatotrichina	RUDINSKY et DATERMAN	1964	—
G. retusus LECONTE	—	RUDINSKY et DATERMAN	1964	—
Pityophtorus confertus SW.	Pityophterina	VITÉ	1965	—
P. annectens LECONTE	—	VITÉ	1965	—
P. chalcographus L.	—	VITÉ	1965	—
P. pityographus RATZ.	—	CHARARAS	1966	—
Trypodendron lineatum OL.	Xyloterina	RUDINSKY et DATERMAN	1963	femelle
Carphoborus minimus FABR.	Polygraphina	CHARARAS	1966	mâle
Dendroctonus pseudotsugae HOPK.	Hylurgina	VITÉ et GARA	1962	femelle
D. frontalis ZIMM.	—	GARA, VITÉ et CRAMER	1965	—
D. brevicomis LECONTE	—	SMITH	1966	—
D. ponderosae HOPK.	—	MCCAMBRIDGE	1967	—
D. obesus MANN.	—	DYER et TAYLOR	1968	—
Blastophagus piniperda L.	—	SCHONHERR	1972	—
B. destruens WOLL.	—	CARLE	1973	—
Phleosinus bicolor BRUL.	Phleosina	CHARARAS	1969	mâle

La qualité de l'alimentation est aussi un important facteur de la production en composés attractifs des individus pionniers. Chez *I. confusus*, un enrichissement du liber en glucose l'augmente alors qu'une faible teneur en produits non électrolytes de l'aliment la réduit (PITMAN, 1966). Par ailleurs, chez *D. pseudotsugae*, la production de phéromones peut avoir lieu aussi bien sur le végétal-hôte que sur d'autres conifères (JANTZ et RUDINSKY, 1966). Cependant, elle disparaît chez *Pityokteines curvidens* (CHARARAS, 1966) et *Blastophagus destruens* (CARLE, 1973) après la prise alimentaire des adultes sur un milieu artificiel exempt de produits terpéniques. Enfin, l'attraction secondaire se dissipe chez *D. frontalis*, *D. brevicomis* et *D. ponderosae* (VITÉ et PITMAN, 1968) après des prises alimentaires excessives.

Lié au facteur alimentaire, l'état physiologique de l'hôte joue aussi un rôle déterminant. Ainsi, VITÉ et CROZIER (1968) montrent au champ que des rondins très attractifs provenant d'arbres infestés par *D. frontalis* perdent ce pouvoir au fur et à mesure de leur dessication. Cette perte d'attraction coïncide pourtant avec le début d'une période de forage très intense des insectes dans les tissus végétaux qui sont alors de qualité parfaitement compatible avec leurs exigences alimentaires spécifiques. Dans le même temps, VITÉ et PITMAN (1968) remarquent que la production d'attractifs chez *D. ponderosae* est toujours nettement plus importante sur des arbres récemment abattus ayant encore une pression élevée d'exsudation des oléorésines et présentant une forte réaction de défense. RENWICK et VITÉ (1970) notent d'ailleurs que, chez ces deux espèces de *Dendroctonus*, l'émission de résine par l'arbre (réaction de défense) puis sa cessation (indice d'un déséquilibre physiologique avancé) coïncident d'une part avec le début et d'autre part avec la fin de l'attaque des insectes. L'attraction secondaire induite par les individus pionniers ne serait donc effective que pendant la phase de réaction de l'hôte. Cette hypothèse se trouve renforcée par les récentes observations de HUGUES (VITÉ *et al.*, 1972) selon lesquelles l'émission de phéromones peut être obtenue chez des *Ips* maintenus en atmosphère saturée par des exhalaisons de résine.

Enfin, actuellement et dans les limites des références bibliographiques consultées, les espèces de Scolytides inféodées aux conifères dont l'attraction secondaire a été mise en évidence sont déjà très nombreuses (plus de 40 espèces). Elles se répartissent dans le monde sur onze genres différents (tabl. 1).

II. — SITES DE PRODUCTION ET MODALITÉS D'ÉMISSION DES SUBSTANCES ATTRACTIVES

Dès 1963 PITMAN et VITÉ montrent au laboratoire et chez *I. confusus* que les parties postérieures du tube digestif (tubes de Malpighi, pylore, iléum et rectum) de mâles en début de prise alimentaire sont très attractifs à l'égard des femelles alors que ceux des jeunes adultes émergents ne provoquent aucune réaction particulière. Plus tard, PITMAN *et al.* (1965) notent des différences histologiques dans les cellules épithéliales des parois de l'iléum de ces individus et des variations de longueur de leurs tubes de Malpighi puis reviennent sur leurs conclusions (STARK, 1968). En complément, ils observent que les matières fécales de ces mâles en cours de pénétration sont attractives pour les femelles.

Chez *Dendroctonus pseudotsugae*, JANTZ et RUDINSKY (1966) cherchent vainement des différences histologiques chez les femelles en début de pénétration. ZENTHER-MØLLER et RUDINSKY (1967) notent cependant que les mâles sont aussi bien attirés par un extrait dans l'éthanol de fragments de l'intestin postérieur des femelles que par un broyat d'intestins antérieurs mélangé à un extrait de phloème de l'hôte ou par les seuls tubes de Malpighi. Ils remarquent en outre que ces derniers sont plus longs chez les femelles vierges sexuellement mûres et appelantes que chez les jeunes femelles à l'émergence ou après la ponte. Ici encore la partie postérieure du tube digestif et les tubes de Malpighi semblent être le site de production des phéromones.

Chez une troisième espèce, *Trypodendron lineatum*, SCHNEIDER et RUDINSKY (1969) révèlent l'existence d'une assise de cellules sécrétrices dans la partie distale de l'iléum et dans l'ampoule rectale des femelles en cours d'alimentation. En outre, leurs fèces, introduites sur le trajet des mâles provoquent un arrêt brusque du vol (BORDEN et BENNETT, 1969). Enfin, après de nombreux essais comparatifs de l'intensité attractive des diverses parties du tube digestif, BORDEN et SLATER (1969) concluent que la formation des phéromones doit avoir lieu soit à partir d'un produit précurseur de nature végétale dont l'ingestion stimulerait une sécrétion intestinale de l'insecte, soit par suite d'une réaction de synergie dans l'intestin, entre composés animaux et végétaux. Comme chez cette espèce les femelles creusent leurs galeries dans le bois en ingérant peu de matériaux solides, l'interaction entre composés végétaux et animaux serait donc nécessairement réduite et la production de phéromone serait alors une véritable sécrétion. SCHNEIDER et RUDINSKY (1969) pensent que cette sécrétion n'est effectuée par l'assise de cellules intestinales déjà mentionnée que si l'intestin postérieur contient un mélange d'écorce digérée et de particules de bois. Son intensité d'émission serait alors sous l'influence d'une substance ou d'un processus lié à l'évolution de l'appareil génital et notamment des œufs fertilisés. Enfin NIJHOLT (1970) montre que la diminution d'attraction notée après l'arrivée du mâle n'est pas directement liée à l'accouplement mais peut être due à un masquage d'odeurs consécutif à sa présence.

III. — ISOLEMENT ET IDENTIFICATION BIOCHIMIQUES DES PHÉROMONES

La découverte des sites probables de production (intestin postérieur) et d'émission (déchets fécaux) des phéromones d'*I. confusus* (PITMAN et VITÉ, 1963) donne lieu à la mise au point d'une méthode d'isolement de ces substances puis à leur identification. A plusieurs reprises, SILVERSTEIN et RODIN (1965), SILVERSTEIN *et al.* (1967), REECE *et al.* (1968), BORDEN *et al.* (1968), etc. définissent et établissent les bases d'une micro-méthodologie utilisant successivement les techniques de chromatographie, de spectrométrie de masse, de spectrophotométrie Infra-Rouge et Ultra-Violette, et de spectrométrie de Résonance Magnétique Nucléaire. Ces méthodes d'identification physicochimiques seront ensuite régulièrement appliquées.

Deux conceptions s'opposent cependant sur les techniques d'isolement et de vérification de l'efficacité attractive des produits. L'une, adoptée par le Boyce Thompson Institute, recommande l'analyse des composés contenus dans le tube digestif et l'essai des produits isolés directement dans les conditions de plein champ (VITÉ, 1967 ; RENWICK, 1970 ; MCNEW, 1970, etc.) l'autre au contraire, débute par l'isolement des composés attractifs à partir des déchets fécaux avec vérification en laboratoire de l'efficacité des substances obtenues (SILVERSTEIN *et al.*, 1966 ; WOOD *et al.*, 1966, etc.) Ces deux méthodes, chacune utilisée par des équipes différentes vont rapidement permettre d'aboutir à des résultats complémentaires. La première méthode offre l'avantage d'éviter tout risque d'impuretés et notamment des particules végétales dont la forte concentration en composés résiniques complique et gêne l'analyse chromatographique. Elle est en outre, mieux adaptée au traitement de petites quantités de produits. Enfin, l'essai direct en plein champ permet l'observation des véritables réactions des insectes. La deuxième méthode offre l'intérêt de travailler sur la vraie source d'émission des substances attractives, les déchets fécaux, et ainsi de pouvoir seule permettre la quantification de ses composants. Elle est cependant plus contraignante et d'application plus délicate que la précédente car elle exige le traitement de grandes quantités de déchets. Néanmoins, elle présente l'avantage de pouvoir être assortie d'un contrôle de réactivité des composés isolés à chaque étape du fractionnement du produit initial.

Chez *Dendroctonus brevicomis*, RENWICK (1967) à partir d'extraits de l'intestin postérieur isole du *trans*-verbénol chez les femelles et de la verbénone chez les mâles. En 1968 de leur côté, SILVERSTEIN *et al.* à partir des déchets fécaux de femelles vierges, identifient un nouveau composé

appelé « brévicomine », également mis en évidence, l'année suivante, dans l'intestin postérieur par PITMAN *et al.* (1969). Enfin, à partir du contenu du tube digestif des mâles, RENWICK et VITÉ (1968) d'une part et KINZER *et al.* (1969) de l'autre, isolent une autre substance, la frontaline, déjà trouvée, mais à cette époque non encore caractérisée, chez la femelle de *D. frontalis*.

Chez *Dendroctonus frontalis*, RENWICK (1967) à partir d'extraits d'intestins postérieurs identifie chez les femelles du *trans*-verbénol et chez les mâles de la verbénone. En 1968, RENWICK et VITÉ, dans les mêmes conditions isolent un composé différent du *trans*-verbénol que KINZER *et al.* (1969) identifient à la substance trouvée dans le tube digestif des mâles de *D. brevicomis*, la frontaline. Frontaline et *trans*-verbénol sont ensuite retrouvés par PITMAN *et al.* (1969) puis par COSTER (1970) dans l'intestin postérieur des femelles à l'émergence et après ponte. Leurs quantités respectives diffèrent selon l'âge et l'état physiologique des individus. COSTER et VITÉ (1972) montrent enfin qu'après pénétration dans l'hôte et prise alimentaire des insectes, les quantités de phéromones présentes dans le corps des femelles diminuent très progressivement.

Chez *Dendroctonus ponderosae*, du *trans*-verbénol est également isolé à partir d'extraits d'intestins postérieurs de jeunes femelles (PITMAN *et al.*, 1968, VITÉ et PITMAN, 1968). Peu après et de la même manière, de la brévicomine est trouvée en plus grande quantité chez les mâles que chez les femelles s'alimentant depuis 18 heures. (PITMAN *et al.*, 1969). Chez ces dernières sont également présents, outre du *trans*-verbénol, du *cis*-verbénol et de la verbénone ; enfin, chez les jeunes adultes émergents des deux sexes, de très faibles quantités de ces mêmes produits sont retrouvées.

Chez *Dendroctonus pseudotsugae* une première tentative, à partir des déchets fécaux de femelles en pénétration, aboutit à l'isolement d'un extrait attractif qui ne peut être identifié (BORDEN *et al.*, 1968). Mais, la même année, RENWICK et VITÉ (1968) isolent, de l'extrait d'intestins postérieurs de femelles, un composé que PITMAN et VITÉ (1970) identifient à la frontaline. Les femelles émergentes contiennent plus de frontaline que celles en cours d'alimentation depuis 6 à 48 heures. Du camphène, composé volatil de la résine est également retrouvé. En 1971, KINZER *et al.*, toujours à partir d'extraits d'intestins postérieurs de femelles isolent un nouveau composé la 3-méthyl-2-cyclohexénone qui, en laboratoire et associé à la frontaline, paraît très attractif pour les individus des deux sexes, alors que, d'après RUDINSKY *et al.* (1972 *b*), utilisé en forêt le produit semble rompre l'attraction et empêcher toute attaque. Enfin, ces derniers auteurs (RUDINSKY *et al.*, 1972 *a*) signalent l'existence de *trans*-verbénol chez les femelles, produit attractif en essai de laboratoire mais sans effet dans les conditions naturelles sauf en mélange avec la frontaline.

Chez *Ips confusus* plus tard dénommé *I. paraconfusus* LANIER, PITMAN *et al.* (1966) à partir de tubes de Malpighi, d'intestins postérieurs et d'excréments de mâles alimentés durant deux jours, trouvent une fraction volatile de composition non identifiée qui, au laboratoire, attire les individus des deux sexes. La même année, WOOD *et al.* (1966) à partir des déchets fécaux de mâles isolent trois substances différentes dont l'une est le *cis*-verbénol et les deux autres sont appelées Ipsénol et Ipsdienol (RENWICK et VITÉ, 1972). En outre VITÉ *et al.* (1972) signalent, dans l'intestin postérieur des mâles en début de pénétration, la présence de faibles quantités de *trans*-verbénol.

Enfin, chez *Trypodendron lineatum*, CASTEK *et al.* (1967) à partir de déchets de forage de femelles fécondées isolent et purifient une substance volatile attractive pour les individus des deux sexes en essais de laboratoire seulement. Ce composé est très semblable au béta-ocimène.

Une étude comparée de PITMAN *et al.* (1969) sur le contenu en phéromones de l'intestin postérieur de quatre espèces de *Dendroctonus* montre qu'en fait ce sont toujours les mêmes substances, au nombre de cinq, qui sont présentes dans le tube digestif de ces espèces (*cis*-verbénol, *trans*-verbénol, verbénone, brévicomine et frontaline) en proportions différentes selon les espèces, les sexes et le stade physiologique des individus. Dans certains cas, un seul composé est détecté (mâles de *D. brevicomis* à l'émergence), dans d'autres quatre sont présents en mélange (femelle

de *D. jeffreyi* en cours de pénétration). Enfin, VITÉ *et al.* (1972) chez douze espèces d'Ipides d'Europe et d'Amérique du Nord indiquent la présence de *cis-* et de *trans*-verbénol, d'ipsénol et d'ipsdienol.

IV. — LES MESSAGERS CHIMIQUES ET LA COMMUNICATION DES INFORMATIONS DURANT LA PHASE D'ATTRACTION SECONDAIRE

1. — *Le facteur hôte et l'attraction secondaire*

Dès 1967, le fait que le *trans*-verbénol, phéromone alors identifiée chez *D. frontalis*, était seulement attractif en mélange (MCNEW, 1970) conduit à caractériser les autres substances présentes dans les extraits animaux et à aborder l'étude des terpènes de l'hôte dont diverses expériences soulignent leur action complémentaire à celle des phéromones (VITÉ et RENWICK, 1968, PITMAN, 1969). Peu après, l'équipe de VITÉ montre que la frontaline est attractive au champ : pour *D. frontalis* quand elle est en mélange avec l'alpha-pinène (RENWICK, 1970), pour *D. brevicomis* si elle est additionnée de 3-carène ou de myrcène (VITÉ et PITMAN, 1969), pour *D. pseudotsugae* quand elle est combinée avec du camphène (PITMAN et VITÉ, 1970) et enfin pour *D. adjunctus* quand elle est mélangée au *trans*-verbénol et à l'alpha-pinène (MCNEW, 1970). Dans le même temps BEDARD *et al.* (1969) montrent que *D. brevicomis*, en forêt, peut être attiré par un mélange d'exo-brevicomine et de myrcène.

MCNEW (1970) explique alors qu'en règle générale, le composé terpénique quantitativement le plus important chez l'hôte est celui qui, en mélange avec la phéromone, induit les plus fortes réponses. Cette élévation de pouvoir attractif ne serait pas induite par synergie mais par complémentarité. Ainsi, chez *D. frontalis*, la frontaline présente chez les femelles émergentes est seulement émise quelques heures à deux jours après l'arrivée de ces individus sur leur hôte, tout au début du forage de leur trou de pénétration. Les composé terpéniques (et notamment ici l'alpha-pinène) sont alors diffusés dans l'atmosphère dès la rupture d'un canal résinifère. Si la phéromone oriente à distance le vol des individus des deux sexes, le facteur hôte la complète en arrêtant les insectes en vol et en induisant chez eux la nécessité d'une prise alimentaire.

En réalité ces phénomènes paraissent maintenant beaucoup plus complexes. Récemment HUGUES (VITÉ *et al.*, 1972) puis VITÉ *et al.* (1972) signalent que la biosynthèse du verbénol, phéromone commune aux mâles d'*Ips* et aux femelles de *Dendroctonus* ne nécessite pas la prise alimentaire préalable mais seulement un contact olfactif avec l'oléorésine de l'hôte. Cette observation conduit alors à distinguer deux types de phéromones, les phéromones « de contact » et « d'alimentation » ; leur action combinée associée à celle des composés résiniques, assurerait la régulation des processus de colonisation de l'hôte.

2. — *Les antagonismes naturels des réponses aux mélanges attractifs*

YU et TSAO (1967) observent chez *D. frontalis* qu'un individu introduit dans une galerie peut déceler le sexe du résidant sans le voir ni entrer en contact mais vraisemblablement par l'intermédiaire d'une odeur. WILKINSON *et al.* (1967) notent chez deux espèces d'*Ips* que le contact avec les déchets attractifs du mâle conduit les femelles à entrer dans la chambre d'accouplement puis à striduler. RUDINSKY (1968) montre chez *D. pseudotsugae* que l'attraction secondaire est masquée pour les deux sexes dès que le mâle chante ou pénètre dans la galerie de la femelle. Il suggère (1969) que la femelle répondant au stimulus du mâle émet une phéromone

de masquage. BARR (1969) chez *Ips confusus* et NIJHOLT (1970) chez *T. lineatum* montrent également que phéromone et chant sont d'importants facteurs de la communication intraspécifique.

RUDINSKY (1970) conclut que la phase de stridulation du mâle avant sa pénétration dans la galerie d'une femelle est une séquence du comportement sexuel (stimulation sexuelle ou comportement de cour) et que, par conséquent, l'émission de la phéromone de masquage dûe à une réaction de la femelle doit avoir une fonction sexuelle. De tels mécanismes d'intercommunication peuvent également agir sur la régulation des populations de l'espèce en évitant tout effet d'agrégation des mâles autour d'une pénétration déjà occupée par un couple et assurant ainsi, la conservation de la population de ce sexe. L'effet de masquage, localisé autour du trou d'entrée, assurerait alors une meilleure répartition spatiale sur l'hôte des attaques du ravageur. En outre, en cas de forte population, la phéromone de masquage en freinant puis en arrêtant l'attraction massive initiale, limiterait la colonisation de l'hôte et de la sorte préviendrait toute surpopulation ultérieure.

L'étude des variations suivant les sexes des réponses à l'attraction conduit RENWICK et VITÉ (1969, 1970) à élaborer un schéma plus complexe des mécanismes d'attaque chez trois espèces de *Dendroctonus* (*frontalis*, *brevicomis* et *ponderosae*). Ainsi, chez *D. brevicomis* par exemple, les femelles émergentes et avant pénétration dans l'hôte, contiennent de la frontaline et peu de verbénone. Lors du forage de leur galerie, elles émettent cette frontaline en même temps que le delta 3-carène est libéré par l'hôte avec d'autres constituants terpéniques. Ce mélange attire deux fois plus de femelles que de mâles, ce qui conduit alors à un renforcement de la quantité de frontaline émise dans l'environnement. La période d'attaque de l'arbre par les femelles s'en trouve ainsi prolongée et ceci d'autant plus que la population de mâles demeurant faible, la proportion de verbénone (composé répulsif) qu'ils émettent est encore extrêmement réduite. Par la suite, au cours de leur pénétration, ces femelles produisent une autre phéromone, la brévicomine, substance qui attire une proportion supérieure de mâles et, de ce fait, équilibre la sex-ratio. La proportion de verbénone émise par les mâles maintenant attirés, augmente alors dans l'environnement au fur et à mesure de leur arrivée ; ses effets répulsifs empêchent donc progressivement l'arrivée de nouvelles femelles vierges évitant, du même coup, les effets d'une surpopulation éventuelle.

Enfin, les systèmes de communication intraspécifiques d'une même espèce peuvent varier selon les lieux. Ces variations portent à la fois sur la capacité de production de phéromones et sur la réactivité des insectes au stimulus olfactif. Chez *Ips pini*, dans l'état de New York, les individus des deux sexes réagissent beaucoup mieux à leurs propres phéromones qu'à celles produites par la même espèce en Californie ou dans l'Idaho alors que la réciproque est moins nette. En revanche, alors que le prédateur *Enoclerus lecontei* est plus attiré par les attractifs produits par les mâles du scolyte de la provenance New York, le parasite *Tomicobia tibialis* manifeste la tendance inverse (LANIER *et al.*, 1972).

3. — *Les communications interspécifiques et l'attraction secondaire*

Dès 1964, VITÉ *et al.* observent une attraction sexuelle interspécifique chez diverses espèces d'*Ips* alors que KLIEFOTH *et al.* (1964) notent une nette tendance des espèces à préférer leur attractif propre. RUDINSKY et DATERMAN (1964 *b*) confirment les observations de VITÉ chez *Gnatotrichus sulcatus* et *Dendroctonus pseudotsugae*, et CHAPMAN et DYER (1969) aboutissent aux mêmes conclusions chez *Dendroctonus pseudotsugae* et *D. obesus*. L'attraction secondaire d'agrégation correspond donc à une attraction à l'égard d'adultes des deux sexes, même d'espèces différentes (RENWICK et VITÉ, 1968 ; RENWICK, 1970, etc.). La réponse positive aux produits de synthèse confirme encore cette faible spécificité (WOOD *et al.*, 1968 ; PITMAN *et al.*, 1968 ; SILVERSTEIN *et al.*, 1968, etc.). L'intégrité de l'espèce pourrait alors être préservée par une action des phéromones sexuelles combinée avec celles d'autres substances.

L'attraction interspécifique peut aussi s'exercer sur des espèces de scolytides de tempérament d'attaque plus secondaire que les précédentes, souvent conduites à s'installer sur des arbres déjà attaqués. Ainsi en essai de plein champ, les phéromones synthétiques de *D. pseudotsugae* attirent près de 30 espèces de scolytides et notamment de nombreux individus des genres *Hylastes* et *Pseudohylesinus* (RUDINSKY *et al.*, 1972 *b*). En Europe SCHONHERR (1972) constate également que les rondins attaqués par les femelles de *Blastophagus piniperda* sont attractifs pour *Hylurgops palliatus* et *Hylastes ater*.

L'attractivité des composés à base de phéromones de Scolytides s'exerce également à l'égard d'organismes qui vivent à leur dépens. VITÉ *et al.*, (1964) observent la réponse positive des prédateurs *Thanasimus dubius* et *Temnochila virescens* simultanément à celle des deux sexes ou d'autres espèces de Scolytides. BEDARD (1965) signale l'attraction à distance du prédateur *Tomicobia tibialis* par le mâle d'*Ips confusus* en cours de pénétration. RICE (1968) suggère à son propos que la réponse du parasite à la phéromone du Scolytide est une séquence de sa sélection de l'hôte. De plus les phéromones de synthèse (WOOD *et al.*, 1968 ; BEDARD *et al.*, 1969 ; PITMAN et VITÉ, 1971) ou leur mélange avec des monoterpènes tirés de l'hôte (WILLIAMSON, 1971 ; PITMAN et VITÉ, 1971 ; CAMORS et PAYNE, 1972 ; RUDINSKY *et al.*, 1972 *b*) provoquent au champ la réponse positive de ces insectes.

Enfin, des études sur le comportement olfactif des descendants de croisements intraspécifiques (LANIER, 1970) montrent, chez les hybrides obtenus, des réponses intermédiaires de celles de leurs parents. Ainsi, alors que les femelles d'*Ips integer* et d'*I. plastographus (plastographus)* répondent aux produits volatiles émis par leurs mâles respectifs, celles de leurs hybrides de première génération répondent pour partie à chacun des deux. LANIER suggère alors que les phéromones d'hybrides et leurs récepteurs sont une recombinaison de ceux de leurs parents.

4. — *Récepteurs et réponses antennaires*

Dès 1966, BORDEN et WOOD décrivent chez *Ips confusus* cinq types de *sensillae antennae* et suggèrent que parmi elles, les *sensillae trichodeae* sont les récepteurs antennaires de la phéromone. Suite aux expériences de plein champ montrant l'identité de réponse de diverses espèces de Scolytides aux mêmes composés, PITMAN *et al.* (1969) concluent que la spécificité d'orientation peut être maintenue grâce à la spécificité des récepteurs olfactifs. Par ailleurs, d'après les électroantennogrammes de *Dendroctonus frontalis* et *D. brevicomis*, PAYNE (1970), signale que les réponses des antennes ne sont pas globales mais nuancées et en accord avec les variations du comportement de réponse des animaux. La réponse finale est généralement considérée comme la somme des réceptions obtenues, elle augmente avec la concentration en produits attractifs et n'est pas spécifique. La même année, suite à la découverte de la présence de frontaline chez les femelles de *D. pseudotsugae* et *D. brevicomis* et aux différences de réponse de ces espèces aux mélanges de frontaline et de monoterpènes, PITMAN et VITÉ (1970), pour les espèces ayant les mêmes phéromones, émettent l'hypothèse d'une spécificité liée au spectre terpénique de l'hôte. On sait en effet que la résine de chaque espèce de conifère possède une composition spécifique.

Enfin, RENWICK (1970) pense que les phéromones synthétiques représentent une voie de recherche intéressante pour l'étude des mécanismes de la réception olfactive et de la réponse chez les insectes. La taille des molécules par exemple peut refléter le degré de spécificité de la réponse. Ainsi, les phéromones sexuelles typiques sont toujours formées de grosses molécules et sont, on le sait, toujours très spécifiques alors que, peu spécifiques, le *trans*-verbénol ou la frontaline émis par les Scolytides sont formés de petites molécules. De plus, l'examen de l'activité biologique relative de chacun des constituants d'une chaîne d'oxydation de produits végétaux révèle une gradation de réponse des Scolytides qui recouvre certainement les bases mêmes de l'attractivité. Enfin, l'étude simultanée des relations entre la nature biochimique des substances attractives (notamment leur squelette chimique), les types de récepteurs et les comportements de réponse

des animaux, montre que le mélange de deux composés différents provoquant l'attraction implique souvent la présence de deux types différents de récepteurs. Toutefois, il paraît logique de croire que *trans*-verbénol et alpha-pinène par exemple, qui ont le même squelette chimique, peuvent avoir les mêmes types de récepteurs. Cette conclusion, valable dans certaines cas, n'explique cependant pas la forte réponse de *D. ponderosae* au mélange du *trans*-verbénol et de l'alpha-pinène alors que prises séparément, aucune de ces substances n'est active.

V. — UTILISATION PRATIQUE DES ATTRACTIFS A BASE DE PHÉROMONES

Les propriétés attractives des phéromones offrent actuellement deux perspectives d'application pratique : l'une visant à l'établissement de méthodes de prognose, l'autre à la mise au point de nouveaux procédés de lutte. La première est fondée sur la détection et l'évaluation des niveaux de population d'un ravageur potentiel, la seconde sur la réduction par le piégeage puis la destruction sur pièges, des populations d'une espèce en voie de multiplication active.

Dans les deux cas, l'utilisation en conditions naturelles de ces attractifs pose de nombreux problèmes. L'efficacité de l'application des phéromones de synthèse dépend de leur compétitivité par rapport aux sources d'attraction naturelle. Le regroupement, c'est-à-dire l'agrégation des Scolytides, étant un phénomène naturel, ces insectes sont capables de tolérer des concentrations d'attractifs relativement élevées sans changer de comportement de réponse. Enfin, l'emploi d'une combinaison d'attractifs paraît aujourd'hui moins compliqué que celui d'une seule phéromone pour laquelle se posent souvent des problèmes de concentration difficiles à résoudre (Vité, 1970).

Les essais réalisés sur quatre espèces de *Dendroctonus* montrent que l'attraction massive en conditions naturelles exige au moins une phéromone et un monoterpène émis par l'hôte. Le plus souvent le composé végétal, bien qu'indispensable, est interchangeable mais l'adjonction de certains monoterpènes a parfois des effets contraires. La frontaline, combinée avec un terpène approprié ou un mélange de plusieurs d'entre eux dans des proportions de 1 pour 2, à 1 pour 10 ou même davantage, donne de bons résultats pour diverses espèces de *Dendroctonus*. Ainsi, le mélange standard attractif pour *D. frontalis*, la Frontalure, est composé d'un tiers de frontaline synthétique et de deux tiers d'alpha-pinène (Vité, 1970) et celui attractif pour *D. pseudotsugae*, la Douglure, comprend deux tiers de frontaline et un tiers d'un mélange de camphène et d'alpha-pinène (respectivement 0,7 et 0,3 parties) (Knopf et Pitman, 1972).

Différentes techniques de diffusion du mélange attractif sont utilisées. Jusqu'à présent, les meilleurs résultats sont obtenus soit à partir de capsules diffusantes (Pitman, 1971 ; Knopf et Pitman, 1972 ; Furniss *et al.*, 1972) soit après imprégnation du produit sur un support adsorbant et adhésif.

La pureté des produits est un des facteurs prépondérants de l'activité biologique des substances attractives mais le degré de pureté requis pour les terpènes peut être moins élevé que pour les phéromones. Les quantités de substance diffusées sont toujours faibles, celle de la frontaline, par exemple, est d'environ de 1 à 3 mg par heure. Enfin, l'efficacité d'un mélange attractif est attestée lorsqu'il induit l'arrêt du vol et l'attaque d'arbres situés au voisinage de la source d'émission. La distance effective d'attraction paraît assez réduite (quelques dizaines de mètres), l'attractivité à grande distance (plusieurs centaines de mètres) étant possible mais exceptionnelle (Gara, 1963). La manipulation expérimentale des populations naturelles de *D. frontalis* avec des attractifs bruts montre que les fortes sources artificielles d'attraction sont seulement compétitives de faibles sources naturelles distantes de plus de 50 mètres. D'après Vité (1970) l'utilisation pratique des attractifs ne paraît possible que chez les espèces dont la spécificité est la

plus stricte et dont le comportement normal est toujours caractérisé par des attractions massives très importantes. En fait, la distance d'attraction effective dépend du comportement de réponse des espèces mais aussi de la capacité physiologique des individus à voler et à percevoir les odeurs.

Dans un biotope donné, l'application de phéromones synthétiques change brutalement le niveau et la distribution des populations en vol. Ce niveau s'accroît d'ailleurs non seulement près des sources d'émission mais aussi dans leur voisinage alors que les zones les plus lointaines se dégarnissent. Toutefois, une telle élévation de niveau des populations renforce, par contrecoup, la compétitivité des sources naturelles et locales d'attraction, ce qui représente un inconvénient majeur pour une utilisation pratique, les arbres environnants risquant alors d'être automatiquement attaqués. En revanche, la réactivité des prédateurs aux mêmes attractifs que leurs proies peut être utilisée pour renforcer les effets du piégeage : d'après Vité et Williamson (1970), il serait possible de synchroniser l'arrivée des prédateurs et de leur proie dans des situations choisies à l'avance. Les mesures de lutte directe utilisant les phéromones synthétiques comme attractifs des ennemis naturels des ravageurs risquent donc d'être plus efficaces en déterminant l'augmentation du niveau de population des prédateurs et des parasites qu'en détruisant les ravageurs nuisibles.

Les espoirs placés dans la mise au point de techniques de surveillance et de prognose à base d'attractifs ne se sont pas encore concrétisés (Nash et Vité, 1970) car il s'est avéré jusqu'à présent difficile, dans la plupart des cas, de trouver des corrélations relativement précises entre les niveaux de population d'une espèce et les résultats de ses captures. Néanmoins, les procédés utilisés permettent maintenant la détermination des périodes de vols et des relations prédateurs-proies.

L'application pratique d'attractifs à base de phéromone comme méthode de lutte biologique a déjà été tentée à plusieurs reprises pour des espèces du genre *Dendroctonus* par induction de l'attraction sur des arbres-hôtes ou sur des pièges. La meilleure technique paraît être l'utilisation d'arbres rendus attractifs par adjonction suivant divers procédés (pulvérisation, capsules diffusantes, etc.), de mélanges à base de phéromones. Le pouvoir attractif des produits synthétiques est alors complété par tout un ensemble de stimulus d'ordres olfactif, visuel, auditif et mécanique dépendant directement de l'hôte et qui gouvernent aussi les concentrations naturelles des insectes. En comparaison, l'utilisation de phéromones par piégeage grâce à des dispositifs artificiels est toujours onéreuse et d'efficacité problématique. En effet, les pièges doivent être relativement grands, les propriétés adhésives des surfaces de piégeage se détériorent souvent très vite et de plus d'autres stimulus locaux (forme du couvert, position du piège, etc.) peuvent influer au moment de l'atterrissage des insectes et limiter leur efficacité.

Très récemment, Copony et Morris (1972) reprenant une idée de Vité (1970) utilisent une technique originale de lutte intégrée. Grâce à une émission continue de frontaline synthétique à partir de capsules directement fixées contre le tronc, l'attraction massive de *D. frontalis* est provoquée sur des arbres préalablement traités à l'acide cacodylique. On constate alors, par suite de l'effet insecticide de ce produit, une augmentation sensible du nombre d'attaques avortées et une réduction importante de la descendance provenant d'attaques réussies. En fait, le maintien de l'attraction et de la compétition intraspécifique des ravageurs, la concentration simultanée et la survie des prédateurs paraissent être les facteurs les plus efficients du succès obtenu.

Enfin, l'utilisation pratique des attractifs de Scolytides peut aussi être envisagée en intégrant d'autres méthodes comme, par exemple, celle de la stérilisation des individus pionniers provoquant l'attraction. En 1966, Wood et Stark montrent que l'irradiation aux rayons gamma n'a aucun effet significatif sur la production de phéromones par les mâles d'*I. confusus* mais provoque en revanche la stérilisation des géniteurs. Chez *Orthotomicus erosus* Chararas et M'Sadda (1971) notent également que des doses stérilisantes ne perturbent ni le stimulus attractif exercé par l'hôte, ni l'attractivité sexuelle exercée par le mâle. Enfin, Lyon et Shea (1967) utilisant un chemostérilisant obtiennent une réduction effective des pontes d'*I. confusus*.

CONCLUSION

La mise au point de nouvelles méthodes d'intervention contre les Scolytides forestiers basées sur l'utilisation de produits attractifs paraît surtout très avancée aux États-Unis ; dans les autres pays les recherches portent encore le plus souvent sur la mise en évidence et l'identification des substances attractives.

Comparée aux méthodes mises en œuvre jusqu'alors, cette nouvelle conception de la surveillance et de la lutte contre des insectes forestiers présente des avantages considérables. Elle est particulièrement séduisante parce que peu exigeante et peu polluante ; les quantités de produits nécessaires sont très faibles et les dépenses en main-d'œuvre toujours réduites. En outre, elle est bien adaptée aux situations forestières puisqu'elle permet l'intervention de l'homme sans que s'ensuive une modification importante des conditions de milieu. Enfin, grâce à des simplifications techniques récemment obtenues dans les dispositifs d'émission, elle peut être de vulgarisation et d'application aisées.

La mise en œuvre opérationnelle sur de vastes superficies de ces nouvelles méthodes de lutte reste néanmoins encore conditionnée par de nouveaux progrès. Ceux-ci doivent d'abord porter sur l'augmentation de capacité et de compétitivité du pouvoir attractif des substances. Par ailleurs, certains phénomènes biologiques encore mal connus tel que la disparité de réponse individuelle dûe à l'hétérogénéité naturelle des populations d'insectes, aux différences d'état physiologique des individus ou à des variations de comportement dûes aux interactions des facteurs climatiques, etc. paraissent, pour un temps, devoir limiter la portée et le champ d'application des attractifs sexuels.

Reçu pour publication en novembre 1973.

SUMMARY

THE PHEROMONES OF THE PINE BARKBEETLES

Colonisation of the plant-host by some species of pines barkbeetles involves complex phenomena of attraction (secondary attraction) combining simultaneously, substances exhaled by the Insect (aggregation pheromones) and by the Plant (terpenic exhalations).

The demonstration of secondary attraction in Barkbeetles dates back a long time (1930) but only recently has the importance of its practical use been admitted. This attraction period is connected with the physiological state of the Insect (sexual maturity and flight), with the quality of food and with the physiological state of the host.

The sites of production of attractive substances by the Insect are generally located in the Malpighian tubules and hind-gut. The pheromonal secretions are then eliminated with the excrements. Isolation and biochemical identification of the pheromones were effected both from frass and from the hind-gut. These substances are present in various quantities according to the sex and the physiological state of the individual insects. Used by themselves these substances are never very specific, but on the other hand, if they are mixed with certain terpenes in well-defined proportions, they show a greater specificity in action. Pheromones and stridulation are important factors of intraspecific communication in Barkbeetles. A complicated pattern of mechanisms in the attacking of the tree by some species of Barkbeetles takes these different factors into account.

The attractive properties of pheromones offer possibilities of pratical application (methods of prognosis, new control processes). The many experiments carried out used synthetic sex pheromones associated with terpenic products. Even though the results are encouraging they still don't allow the handling of these substances to become operational.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON R. F., 1948. Host selection by the pine engraver. *J. Econ. Ent.*, **41**, 596-602.

BARR B. A., 1969. Sound production in *Scolytidae* (*Coleoptera*) with emphasis on the genus *Ips*. *Can. Ent.*, **101**, 636-672.

BÉDARD W. D., 1965. The biology of *Tomicobia tibialis* (*Hymenoptera* : *Pteromalidae*) parasitizing *Ips confusus* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) in California. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **23**, 77-81.

BÉDARD W. D., TILDEN P. E., WOOD D. L., SILVERSTEIN R. M., BROWNLEF R. G., RODIN J. O., 1969. Western pine beetle : field response to its sex pheromone and a synergistic host terpene, myrcene. *Science*, **164**, 1284-1285.

BÉDARD W. D., SILVERSTEIN R. M., WOOD D. L., 1970. Bark beetle pheromones. *Science*, **167**, 1638-1639.

BENNETT R. B., BORDEN J. H., 1971. Flight arrestment of tethered *Dendroctonus pseudotsugae* and *Trypodendron lineatum* in response to olfactory stimuli. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **64**, 1273-1286.

BORDEN J. H., WOOD D. L., 1966. The antennal receptors and olfactory response of *Ips confusus* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) to male sex attractant in the laboratory. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **59**, 253-261.

BORDEN J. H., SILVERSTEIN R. M., BROWNLEE R. G., 1968. Sex pheromone of *Dendroctonus pseudotsugae* (*Coleoptera* : *Scolytidae*), production, bio-essay, and partial isolation. *Can. Ent.*, **100**, 597-603.

BORDEN J. H., BENNETT R. B., 1969. A continuously recording flight mill for investigating the effect of volatile substances on the flight of tethered insects. *J. Econ. Ent.*, **62**, 782-785.

BORDEN J. H., SLATER C. E., 1969. Sex pheromone of *Trypodendron lineatum* : production in the female hindgut-Malpighian tubule region. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **62**, 454-455.

BORDEN J. H., NAIR K. K., SLATER C. E., 1969. Synthetic juvenile hormone : induction of sex pheromone production in *Ips confusus*. *Science*, **166**, 1626-1627.

CAIRD R. W., 1935. Physiology of pines infested with bark beetles. *Bot. Gaz.*, **96**, 709-733.

CAMORS F. B., PAYNE T. L., 1972. Response of *Heydenia unica* (*Hymenoptera* : *Pteromalidae*) to *Dendroctonus frontalis* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) pheromones and a host tree terpene. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **65**, 1, 31-33.

CARLE P., 1973. Mise en évidence d'une attraction secondaire chez *Blastophagus destruens* WOLL (*Coleoptera* : *Scolytidae*) (à paraître).

CASTEK K. L., BARBOUR J. F., RUDINSKY J. A., 1967. Isolation and purification of the attractant of the striped ambrosia beetle. *J. Econ. Ent.*, **60**, 658-660.

CHAPMAN J. A., 1966. The effect of attack by the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (OLIVIER) on log attractiveness. *Can. Ent.*, **98**, 50-59.

CHAPMANN J. A., DYER E. D. A., 1969. Cross attraction between the Douglas-fir beetle (*Dendroctonus pseudotsugae* HOPK.) and the Spruce beetle (*D. obesus* MANN.) *Bi-Mon. Res. Notes, Canada Dept. Fish. and For.*, **25**, 31.

CHARARAS C., 1966. Recherches sur l'attractivité chez les *Scolytidae*. Étude sur l'attractivité sexuelle chez *Carphoborus minimus* FABR. Coléoptère *Scolytidae* typiquement polygame. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **26** D, 2492-2495.

CHARARAS C., 1968. Recherches sur le comportement sexuel de *Pityokteines spinidens* REIT. (Coléoptère *Scolytidae* polygame) et étude des facteurs qui agissent sur le pouvoir attractif du mâle à l'égard de la femelle. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **26** D, 1852-1855.

CHARARAS C., M'SADDA K., 1970. Attraction chimique et attraction sexuelle chez *Orthotomicus erosus Woll.* *C. R. Acad. Sc. Paris* **271**, D, 1904-1907.

CHARARAS C., M'SADDA K., 1971. Action des radiations ionisantes 60 Co sur l'attraction chimique et sexuelle d'*Orthotomicus erosus* coléoptère *Scolytidae* polygame. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, **273** D, 1877-1879.

COPONY J. A., MORRIS C., 1972. Southern pine beetle suppression with frontalure and cacodylic acid treatments. *J. Econ. Ent.*, **65**, 754-757.

COSTER J. E., 1970. Production of aggregating pheromones in re-emerged parent females of the southern pine beetle. *Ann. Soc. Amer.*, **63**, 1186-1187.

COSTER J. E., GARA R. I., 1968. Studies on the attack behavior of the southern pine beetle. II. Response to attractive host material. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 69-75.

COSTER J. E., VITÉ J.P., 1972. Effects of feeding and mating on pheromone release in the southern pine beetle. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **65**, 1, 263-266.

FURNISS MM., KLINE L. N., SCHMITZ R. F., RUDINSKY J. A., 1972. Tests of three pheromones to induce or disrupt aggregation of Douglas-fir beetles (*Coleoptera Scolytidae*) on live trees. *Ann. Soc. Amer.*, **65**, 5, 1227-1232.

GARA R. I., VITÉ J.-P., 1962. Studies ou the flight patterns of bark beetles (*Coleoptera* : *Scolytidae*) in second growth ponderosa pine forest. *Contrib., Boyce Thompson Inst.*, **21**, 275-289.

GARA R. I., 1963. Studies on the flight behavior of *Ips confusus* (LEC.) (*Coleoptera* : *Scolytidae*) in response to attractive material. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 51-66.

HIERHOLZER O., 1950. Ein Beitrag zur Frage der Orientierung von *Ips curvidens* GERM. *Z. Tierpsychologie*, **7**, 588-620.

JANTZ O. K., RUDINSKY J. A., 1965. Laboratory and fiels methods for essaying olfactory responses of the Douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* HOPKINS. *Can. Ent.*, **97**, 935-941.

JANTZ O. K., RUDINSKY J. A., 1966. Studies of the olfactory behavior of the Douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* HOPKINS. *Tech. Bull. Oregon State Univ. Agric. Exper. Sta.*, nº 94.

KINZER G. W., FENTIMAN A. F., PAGE T. F., FOLTZ R. L., VITÉ J.-P., PITMAN G. B., 1969. Bark beetle attractants : identification, synthesis and field bioassay of a new compound isolated from *Dendroctonus*. *Nature* (LOND.), **221**, 477-478.

KINZER G. W., FENTIMAN A. F., FOLTZ R. L., RUDINSKY J. A., 1971. Bark beetle attractants : 3-Methyl-2 cyclohexen-1-one isolated from *Dendroctonus pseudotsugae*. *J. Econ. Ent.*, **64**, 4, 970-971.

KLIEFOTH R. A., VITÉ J.-P., PITMAN G. B., 1964. A laboratory technique for testing bark beetle attractants. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 283-290.

KNOPF J. A. E., PITMAN G. B., 1972. Aggregation pheromone for manipulation of the Douglas-fir beetle. *J. Econ. Ent.*, **65**, 3, 723-726.

LANIER G. N., 1970. Sex pheromones : abolition of specificity in hybrid bark beetles. *Science*, **169**, 71-72.

LANIER G. N., BIRCH M. C., SCHMITZ R. F., FURNISS M. M., 1972. Pheromones of *Ips pini* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) : variation in respones among three populations. *Can. Ent.*, **104**, 1917-1923.

LEJEUNE R. R., MCMULLEN L. H., ATKINS M. D., 1961. The influence of logging on Douglas-fir beetle populations. *For. Chron.*, **37**, 308-314.

LYON R. L., SHEA P. J., 1967. Chemosterilisants to control bark beetles... tepa shows primise in preliminary test. *U. S. for. Serv. Res. Note P. S. W.*, **139**.

MASON R. R., 1965. Populations of *Ips* engraver beetles following summer thinning in a loblolly pine plantation. Hiwassee Land Co., Calhoun, Tennessee. *For. Res. Note*, **14**.

MCMULLEN L. H., ATKINS M. D., 1962. On the flight and host selection of the Douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* HOPK. (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *Can. Ent.*, **94**, 1309-1325.

MCNEW G. L., 1970. The Boyce Thompson Institute program in forest entomology that led to the discovery of pheromones in bark beetles. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 251-262.

NIJHOLT W. W., 1970. The effect of mating and the presence of the male ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum*, on « secondary » attraction. *Can. Ent.*, **102**, 894-897.

PAYNE T. L., 1970. Electrophysiological investigations on response to pheromones in bark beetles. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 275-282.

PEARSON H. L., 1930. Theory in explanation of the selection of certain trees by the western pine beetle. *J. Forestry*, **29**, 696-699.

PITMAN G. B., VITÉ J.-P., 1963. Studies on the pheromones of *Ips confusus* (LEC.). I. Secondary sexual dimorphism in the hindgut epithelium. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 221-226.

PITMAN G. B., KLIEFOTH R. A., VITÉ J.-P., 1965. Studies on the pheromone of *Ips confusus* (LECONTE). II. Further observations on the site of production. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **23**, 13-18.

PITMAN G. B., VITÉ J.-P., RENWICK J. A. A., 1966. Variation in olfactory behavior of *Ips confusus* (LEC.) (*Coleoptera* : *Scolytidae*) between laboratory and field bioassays. *Naturwiss.*, **53**, 46-47.

PITMAN G. B., 1966. Studies on the pheromone of *Ips confusus* (LECONTE). III. The influence of host material on pheromone production. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **23**, 146-158.

PITMAN G. B., VITÉ J.-P., KINZER G. W., FENTIMAN A. F., 1968. Bark beetle attractants : *trans-verbenol* isolated from *Dendroctonus*. *Nature* (LOND.), **218**, 168-169.

PITMAN G. B., 1969. Pheromone response in pine bark beetles : influence of host volatiles. *Science*, **166**, 905-906.

PITMAN G. B., VITÉ J. P., KINZER G. W., FENTIMAN A. F., 1969. Specificity of population-aggregating pheromones in *Dentroctonus*. *J. Ins. Physiol.*, **15**, 363-366.

PITMAN G. B., VITÉ J.-P., 1970. Field response of *Dendroctonus pseudotsugae* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) to synthetic frontalin. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **63**, 661-664.

PITMAN G. B., VITÉ J.-P., 1971. Predator prey to western pine beetle attractants. *J. Econ. Ent.*, **64**, 2, 402-404.

PITMAN G. B., 1971. Trans-verbenol and alpha-pinene : their utility in manipulation of the mountain pine beetle. *J. Econ. Ent.*, **64**, 2, 426-430.

REECE C. A., RODIN J. O., BROWNLEE R. G., DUNCAN W. G., SILVERSTEIN R. M., 1968. Synthesis of the principal components of the sex attractant from male *Ips confusus* frass : 2-methyl-6-methylene-7-octen-4-ol, 2-methyl-6-methylene-2, 7-octadien-4-ol, and (+)-*cis*-verbenol. *Tetrahedron*, **24**, 4249-4256.

RENWICK J. A. A., 1967. Identification of two oxygenated terpenes from the bark beetles *Dendroctonus frontalis* and *Dendroctonus brevicomis*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **23**, 355-360.

RENWICK J. A. A., VITÉ J.-P., 1968. Isolation of the population aggregating pheromone of the southern pine beetle. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 65-68.

RENWICK J. A. A., VITÉ J.-P., 1969. Bark beetle attractants : mechanism of colonization by *Dendroctonus frontalis*. *Nature*, **224**, 1222-1223.

RENWICK J. A. A., 1970. Chemical aspects of bark beetle aggregation. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 337-341.

RENWICK J. A. A., VITÉ J.-P., 1970. Systems of chemical communication in *Dendroctonus*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 283-292.

RENWICK J. A. A., VITÉ J.-P., 1972. Pheromones and host-odors governing the aggregating of the six-spined engraver beetle *Ips calligraphus*. *J. Insect Physiol.*, **18**, 1215-1219.

RICE R. E., 1968. Observations on host selection by *Tomicobia tibialis* ASHMEAD (*Hymenoptera* : *Pteromalidae*). *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 53-56.

RUDINSKY J. A., 1963. Response of *Dendroctonus pseudotsugae* HOPKINS to volatile attractants. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 23-38.

RUDINSKY J. A., DATERMAN G. E., 1964 *a*. Field studies on flight patterns and olfactory responses of ambrosia beetles in Douglas-fir forests of western Oregon. *Can. Ent.*, **96**, 1339-1352.

RUDINSKY J. A., DATERMAN G. E., 1964 *b*. Response of the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (OLIV.) to a female-produced pheromone. *Z. angew. Ent.*, **54**, 300-303.

RUDINSKY J. A., 1966 *b*. Observations on olfactory behavior of scolytid beetles (*Coleoptera* : *Scolytidae*) associated with Douglas-fir forests. *Z. angew. Ent.*, **58**, 356-361.

RUDINSKY J. A., 1968. Pheromone -mask by the female *Dendroctonus pseudotsugae* HOPK., an attraction regulator. *Pan-Pac. Ent.*, **44**, 248-250.

RUDINSKY J. A., 1969. Masking of the aggregating pheromone in *Dendroctonus pseudotsugae* HOPK. *Science*, **166**, 884-885.

RUDINSKY J. A., 1970. Sequence of Douglas-fir bettle attraction and its ecological significance. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 311-314.

RUDINSKY J. A., KINZER G. W., FENTIMAN A. F., FOLTZ R. L., 1972 *a*. Trans-verbenol isolated from Douglas-fir beetle : Laboratory and field bioassays in Oregon. *Environmental Ent.*, **1**, 4, 485-488.

RUDINSKY J. A., FURNISS M. M., KLINE L. N., SCHMITZ R. F., 1972 *b*. Attraction and repression of *Dendroctonus pseudotsugae* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) by three synthetic pheromones in traps in Oregon and Idaho. *Can. Ent.*, **104**, 815-822.

SCHNEIDER I., RUDINSKY J. A., 1969. The site of pheromone production in *Trypodendron lineatum*. (*Coloeptera-Scolytidae*) : bioassay and histological studies of the hindgut. *Can. Ent.*, **101**, 1181-1186.

SCHÖNHERR J., 1972. Pheromon beim Kiefern-Borkenkäfer « Wadgärtner » *Myelophilus piniperda* L. (*Coleopt., Scolytidae*). *Z. angew. Ent.*, **71**, 410-413.

SILVERSTEIN R. M., RODIN J. O., 1965. Spectrometric identification of organic compounds on a mil igram scale. The use of complementary information. *Microchem. J.*, **9**, 301-308.

SILVERSTEIN R. M., RODIN J. O., WOOD D. L., 1966. Sex attractants in frass produced by male *Ips confusus* in ponderosa pine. *Science*, **154**, 509-510.

SILVERSTEIN R. M., RODIN J. O., WOOD D. L., 1967. Methodology for isolation and identification of insect pheromones with reference to studies on California five-spined *Ips*. *J. Econ. Ent.*, **60**, 944-949.

SILVERSTEIN R. M., BROWNLEE R. G., BELLAS T. E., WOOD D. L., BROWNE L. E., 1968. Brevicomin : principal sex attractant in the frass of the female western pine beetle. *Science*, **159**, 889-890.

STARK R. W., 1968. Substances attractives chez les Scolytides. *Bull. Soc. Ent.*, Suisse, **41**, 245-252.

VITÉ J.-P., GARA R. I., 1961. A field method for observation on olfactory responses of bark beetles (*Scolytidae*) to volatile materials. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **21**, 175-182.

VITÉ J.-P., WOOD D. L., 1961. A study on the applicability of the measurement of oleoresin exsudation pressure in determining susceptibility of second growth ponderosa pine to bark beetle infestation. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **21**, 67-78.

VITÉ J.-P., GARA R. I., VON SCHELLER H. D., 1964. Field observations on the response to attractants of bark beetles infesting southern pines. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 461-470.

VITÉ J.-P., 1965 *a*. Uber die Anwendbarkeit insekteneigener Lockstoffe in Forstschutz. *Forst Holzwirt.*, **20**, 98-102.

VITÉ J.-P., 1965 *b*. Die Wirkung Pflanzen — und Insekteneige ner Lockstoffe auf *Pityophthorus* und *Pityogenes* (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *Naturwiss.*, **52**, 267.

VITÉ J.-P., 1967. Sex attractants in frass from bark beetles. *Science*, **156**, 105.

VITÉ J.-P., CROZIER R. G., 1968. Studies on the attack behavior of the southern pine beetle. IV. Influence of host condition on the aggregation pattern. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 87-93.

VITÉ J.-P., PITMAN G. B., 1968. Bark beetle aggregation : effects of feeding on the release of pheromones in *Dendroctonus* and *Ips*. *Nature* (LOND.), **218**, 169-170.

VITÉ J.-P., RENWICK J. A. A., 1968. Insect and host factors in the aggregation of the southern pine beetle. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 61-63.

VITÉ J.-P., PITMAN G. B., 1969. Aggregation behavior of *Dendroctonus brevicomis* in response to synthetic pheromones. *J. Ins. Physiol.*, **15**, 1617-1622.

VITÉ J.-P., 1970. Pest management systems using synthetic pheromones. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 343-350.

VITÉ J.-P., RENWICK J. A. A., 1970. Differential diagnosis and isolation of population attractants *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 323-328.

VITÉ J.-P., WILLIAMSON D. L., 1970. *Thanasimus dubius* : prey perception. *J. Ins. Physiol.*, **16**, 233-239.

VITÉ J.-P., BAKKE A., RENWICK J. A. A., 1972. Pheromones in *Ips* (*Coleoptera* : *Scolytidae*) : occurence and production. *Can. Ent.*, **104**, 1967-1975.

WILKINSON R. C., 1964. Attraction and development of *Ips* bark beetle populations in artificially infested pine bolts exposed on firetowers and turntables in Florida. *Florida Ent.*, **47**, 57-64.

WILKINSON R. C., MCCLELLAND W. T., MURILLO R. M., OSTMARK E. O., 1967. Stridulation and behavior in two southeastern *Ips* bark beetles (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *Florida Ent.*, **50**, 185-195.

WILLIAMSON D. L., 1971. Olfactory discernment of prey by *Medetera bistriata* (*Diptera* : *Dolichopodidae*) *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **64**, 3, 586-589.

WOOD D. L., VITÉ J.-P., 1961. Studies on the host selection behavior of *Ips confusus* (LECONTE) (*Coleoptera* : *Scolytidae*) attacking *Pinus ponderosa*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **21**, 79-95.

WOOD D. L., 1962 *a*. The attraction created by males of a bark beetle *Ips confusus* (LECONTE) attacking ponderosa pine. *Pan-Pac. Ent.*, **68**, 141-145.

WOOD D. L., 1962 *b*. Experiments on the interelationship between oleoresin exudation pressure in *Pinus ponderosa* and attack by *Ips confusus* (LEC.) (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *Can. Ent.*, **94**, 473-477.

WOOD D. L., BUSHING R. W., 1963. The olfactory response of *Ips confusus* (LECONTE) (*Coleoptera* : *Scolytidae*) to the secondary attraction in the laboratory. *Can. Ent.*, **95**, 1066-1078.

WOOD D. L., STARK R. W., 1966. The effects of gamma radiation on the biology and behavior of adult *Ips confusus* (LECONTE) (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *Can. Ent.*, **98**, 1-10.

WOOD D. L., BROWNE L. E., SILVERSTEIN R. M., RODIN J. O., 1966. Sex pheromones of bark beetles. I. Mass production, bio-assay, source, and isolation of the sex pheromone of *Ips confusus* (LEC.). j. *Ins. Physiol.*, **12**, 523-536.

WOOD D. L., BROWNE L. E., BÉDARD W. D., TILDEN P. E., SILVERSTEIN R. M., RODIN J. O., 1968. Response of *Ips confusus* to synthetic sex pheromones in nature. *Science*, **159**, 1373-1374.

YU C., TSAO C. H., 1967. Gallery construction and sexual behavior in the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* ZIMM. (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *J. Georgia Ent. Soc.*, **2**, 95-98.

ZENTHER-MØLLER O., RUDINSKY J. A., 1967. Studies on the site of sex pheromone production in *Dendroctonus pseudotsugae* (*Coleoptera* : *Scolytidae*). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **60**, 575-582.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 149.

INFORMATIONS

APPEL AUX NATURALISTES

Voici une dizaine d'années, nous avions lancé un appel aux naturalistes pour demander des pelotes de Rapaces de toute la France. Cet appel a été entendu et le nombre de nos correspondants a augmenté. Le moment est venu de faire le point.

L'analyse de lots provenant de divers départements a fourni le matériel pour une quinzaine d'articles originaux (répartition, populations, habitat) où les noms des collecteurs étaient mentionnés. Des clefs de détermination ont paru ou vont paraître incessamment. En outre, ces analyses ont fourni des documents pour d'autres articles ne traitant pas directement des Mammifères ou des Rapaces.

Dans toute la mesure du possible, le résultat a été communiqué rapidement aux collecteurs et des professeurs de Sciences Naturelles, par exemple, ont pu les utiliser dans leurs leçons d'Écologie. 615 lots ont ainsi été analysés (dont 476 de Chouette effraie) dans le laboratoire des petits Vertébrés de l'Institut National de la Recherche agronomique ou au laboratoire d'Écologie du Muséum national d'Histoire naturelle. Ces documents ne sont malheureusement pas uniformément répartis. Nous sommes bien renseignés sur la Picardie, le Cotentin, le Bassin parisien, la plaine de la Garonne et la région méditerranéenne. Au contraire, les Alpes, le Nord-Ouest du Massif Central, la Bretagne, la Normandie et le Nord-Est n'ont fourni que peu de documents. La France est donc loin d'être entièrement couverte et le but que nous nous étions fixé n'est pas encore atteint.

Nous lançons donc un nouvel appel aux prospecteurs. Si vous trouvez des pelotes de Rapaces et que vous désiriez connaître leur contenu (ou simplement nous aider), adressez-nous le résultat de vos collectes. La liste détaillée des proies vous sera expédiée. Nous vous serions reconnaissants d'indiquer le nom de la commune, la date de la collecte et, si vous le pouvez, les caractéristiques du biotope (bocage, marais, champs cultivés, etc.). Vous pouvez adresser vos envois à l'une de ces adresses :

Mme M. C. Saint-Girons
« Bohallard », Puceul
44780 Saffre

ou

M. H. Le Louarn
Laboratoire des Petits Vertébrés, C. N. R. Z.,
Domaine de Vilvert,
78350 Jouy en Josas

Les frais d'envoi seront, bien entendu, remboursés.

Nous remercions tous ceux qui nous ont déjà aidés et souhaitons développer notre effort de prospection afin de mieux étudier la faune des petits Vertébrés qui est bien loin d'être parfaitement connue.

M. C. Saint Girons, H. Le Louarn

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1), 151.

CHRONIQUE DES LIVRES

ANDERSON (D. T.). — EMBRYOLOGY AND PHYLOGENY IN ANNELIDS AND ARTHROPODS. — Oxford, Pergamon Press Ldt, 1973, 495 p.

Ce livre de 495 pages est un ouvrage d'embryologie descriptive et comparée des Annélides (Polychètes, Oligochètes, Achètes) Onychophores et Arthropodes (Myriapodes, Insectes Apterygotes et Pterygotes, Crustacés, Chelicerates).

L'auteur décrit, en s'appuyant sur les travaux les plus récents, les principales étapes du développement embryonnaire des groupes cités, (un groupe par chapitre), en considérant leurs caractéristiques particulières et les variations au sein de ces étapes au niveau des subdivisions systématiques. Il fait mention dans chaque cas des territoires présomptifs dont la connaissance a conduit quelquefois à l'établissement de cartes d'ébauches rares dans les groupes objets de cet ouvrage.

A la fin de chaque chapitre, figure une description schématique, générale et récapitulative de l'embryogenèse du groupe considéré.

Des illustrations nombreuses sous forme de schémas construits à partir de coupes histologiques ou de montage *in toto* rendent cet ouvrage très agréable à compulser par les chercheurs ou les étudiants car elles permettent une représentation concrète de phénomènes complexes.

—L'auteur s'est aussi donné pour but d'utiliser les caractères morphologiques du développement embryonnaire pour établir des hypothèses sur les relations phylogéniques des groupes concernés. Le dernier chapitre (18 p) essaie de rendre compte de ces relations.

N. H.

GRAMET (Ph.). — COMMENT RECONNAITRE LES OISEAUX DE CHEZ NOUS. — Préface par le professeur R. CHAUVIN. — Flammarion, Paris 1973, 211p.

Cet ouvrage est la suite logique du livre *Les Oiseaux de chez nous, Vie, Mœurs, Protection* paru récemment dans la même collection. Les qualités que la critique avait notées se retrouvent dans ce second volume. La démarche intellectuelle est semblable. L'auteur s'adresse à tous ceux et celles qui désirent apprendre à « personnaliser » les amis ailés qu'ils ont l'occasion de voir. Mais, les Oiseaux se méfient aussi est-il bon que, dans une première partie, il soit traité de la façon judicieuse de les approcher sans les troubler afin de pouvoir les observer dans les meilleures conditions. Ensuite, il faut savoir comment les regarder afin de découvrir les caractéristiques propres à chaque espèce. Certes, en ce domaine, la complexité peut être grande et c'est pourquoi il faut féliciter Ph. GRAMET de s'être limité volontairement aux espèces les plus courantes et n'offrant pas de difficultés majeures quant à leur identification. Les autres... sont affaire de spécialistes tandis que l'ambition de ce livre est plus simplement de satisfaire les désirs de tout un chacun. Les quelques 40 photographies en couleurs et 60 dessins émaillant le texte facilitent encore l'acquisition de ces connaissances. Aussi, est-il hors de doute qu'avec simplement un peu de bonne volonté la réussite est assurée. Ce livre est donc en même temps un apport précieux quant à la protection de la Nature. En effet, si les Oiseaux ne sont qu'une des facettes de cette dernière, elle est intimement liée aux autres, c'est-à-dire aux plantes, aux espèces animales... dont l'Homme!

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1).

CONTENTS

R. Cayrol, S. Poitout, P. Anglade. — Comparative study of biological characters pertaining to some multivoltine migratory and sedentary species of *Noctuidae*. I. — Hypothesis of work. Trends of studies 1

C. Benassy, E. Franco. — The ecology of *Ceroplastes rusci* L. (*Homoptera, Lecanoidae*) in the Alpes maritimes 11

G. Iperti, I. Hodek. — Alimentary induction of the imaginal dormancy in *Semiadalia undecimnotata* schn. (*Coleopt. Coccinellidae*) for the preservation of laboratory reared ladybeetles for their further use 41

F. Rolley, I. Hodek, G. Iperti. — Effect of the plant age via the aphid prey on the induction of diapause in *Semiadalia undecimnotata* schn. (*Coleopt. Coccinellidae*) 53

S. Grenier, B. Delobel, G. Bonnot. — Development aud ponderal growth of *Phryxe caudata* rond. (*Diptera Tachinidae*) on *Galleria mellonella* L. (*Lepidoptera*). Influence of the host age 61

E. Thibout. — Action of plant host and mating on longevity, oviposition, vitellogenesis and fertility of females of *Acrolepia assectella* zell. (*Lepidoptera : Plutellidae*) 81

F. Fleurat-Lessard. — Contribution to the study of the trophic relationships between *Tyrophagus putrescentiae* schrank (*Acarina Acaridae*) and the mycoflora of stored rape seeds. Development of a breeding technique of the mite on moulds 97

Françoise Person, J. Brun. — Physical and chemical mutagenesis on a mycophagous nematode *Aphelenchoides composticola* (M. T. Franklin, 1957) 111

Review.

P. Carle. — The pheromones of the pine barkbeetles 131

Informations 149

Book reviews 151

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7 avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* suffisamment précis (250 mots maximun) pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *titre et résumé* en anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français mais ils comportent obligatoirement un résumé français *tèrs complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégée selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, exécution leur définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Biliotti, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Zoologie.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1974	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	175 F	190 F	35 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an	175 F	190 F	60 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	135 F	150 F	45 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	155 F	170 F	55 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an	80 F	90 F	55 F

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 38 F
Étranger sauf R. F. A. : 48 F
— Le numéro : France : 12 F
Étranger sauf R. F. A. : 13,50 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 ..... 58,85 F

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972.
258 p., 1973 ..... 120,00 F

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S.
549 p., 1973 ..... 160,50 F

Recherches acridiennes à Madagascar.
262 p., 1972 ..... 80,00 F

IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.
211 p., 1972 ..... 60,00 F

Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché.
671 p., 1972 ..... 150,00 F

IIIe Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970.
332 p., 1972 ..... 139,75 F

Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970.
412 p., 1972 ..... 50,00 F

Organismes du Sol et production primaire — IVe Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1970.
588 p., 1972 ..... 65,00 F

La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969.
212 p., 1971 ..... 45,00 F

VIIIe Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970.
560 p., 1971 ..... 65,00 F

Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par **D. Macquart, R. Gras, J. Mamy, L. Turc, J.-P. Deffontaines.**
70 p., 1971 ..... 30,00 F

Quatrième Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 avril 1970.
342 p., 1971 ..... 53,75 F

Les maladies des plantes. Modes de développement et méthodes de lutte. Traduit de l'Anglais par J. Louvet.
236 p., 1971 ..... 43,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

Ann. Zool. - Écol. anim., 1974, **6** (1).

TABLE DES MATIÈRES

R. Cayrol, S. Poitout, P. Anglade. — Étude comparée des caractères biologiques respectifs de quelques espèces de *Noctuidae* plurivoltines migrantes et sédentaires. I. — Exposé des hypothèses de travail. Orientation des recherches entreprises.... 1

C. Bénassy, E. Franco. — Sur l'écologie de *Ceroplastes rusci* L. (*Homoptera, Lecanoidae*) dans les Alpes maritimes..... 11

G. Iperti, I. Hodek. — Induction alimentaire de la dormance imaginale chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN. (*Coleop. Coccinellidae*) pour aider à la conservation des coccinelles élevées au laboratoire avant une utilisation ultérieure..... 41

F. Rolley, I. Hodek, G. Iperti. — Influence de la nourriture aphidienne (selon l'âge de la plante-hôte à partir de laquelle les pucerons se multiplient) sur l'induction de la dormance chez *Semiadalia undecimnotata* SCHN. (*Coleop. Coccinellidae*)..... 53

S. Grenier, B. Delobel, G. Bonnot. — Développement et croissance pondérale de *Phryxe caudata* ROND. (*Diptera, Tachinidae*) sur *Galleria mellonella* L. (*Lepidoptera*). Influence de l'âge de l'hôte..... 61

E. Thibout. — Influences respectives de la plante-hôte et de la copulation sur la longévité, la ponte, la production ovarienne et la fertilité des femelles d'*Acrolepia assectella* ZELL. (*Lepidoptera : Plutellidae*)..... 81

F. Fleurat-Lessard. — Contribution à l'étude des relations trophiques entre *Tyrophagus putrescentiae* SCHRANK (*Acarina Acaridae*) et la mycoflore des graines de colza stockées. Mise au point d'une technique d'élevage de l'acarien sur moisissures..... 97

Françoise Person, J. Brun. — Mutagenèse physique et chimique chez un nématode mycophage *Aphelenchoides composticola* (M. T. Franklin, 1957)..... 111

Mise au point bibliographique.

P. Carle. — Les phéromones chez les Scolytides des conifères..... 131

Informations 149

Chronique des Livres 151

Contents, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents

I. N. 4. 036. 025. 5